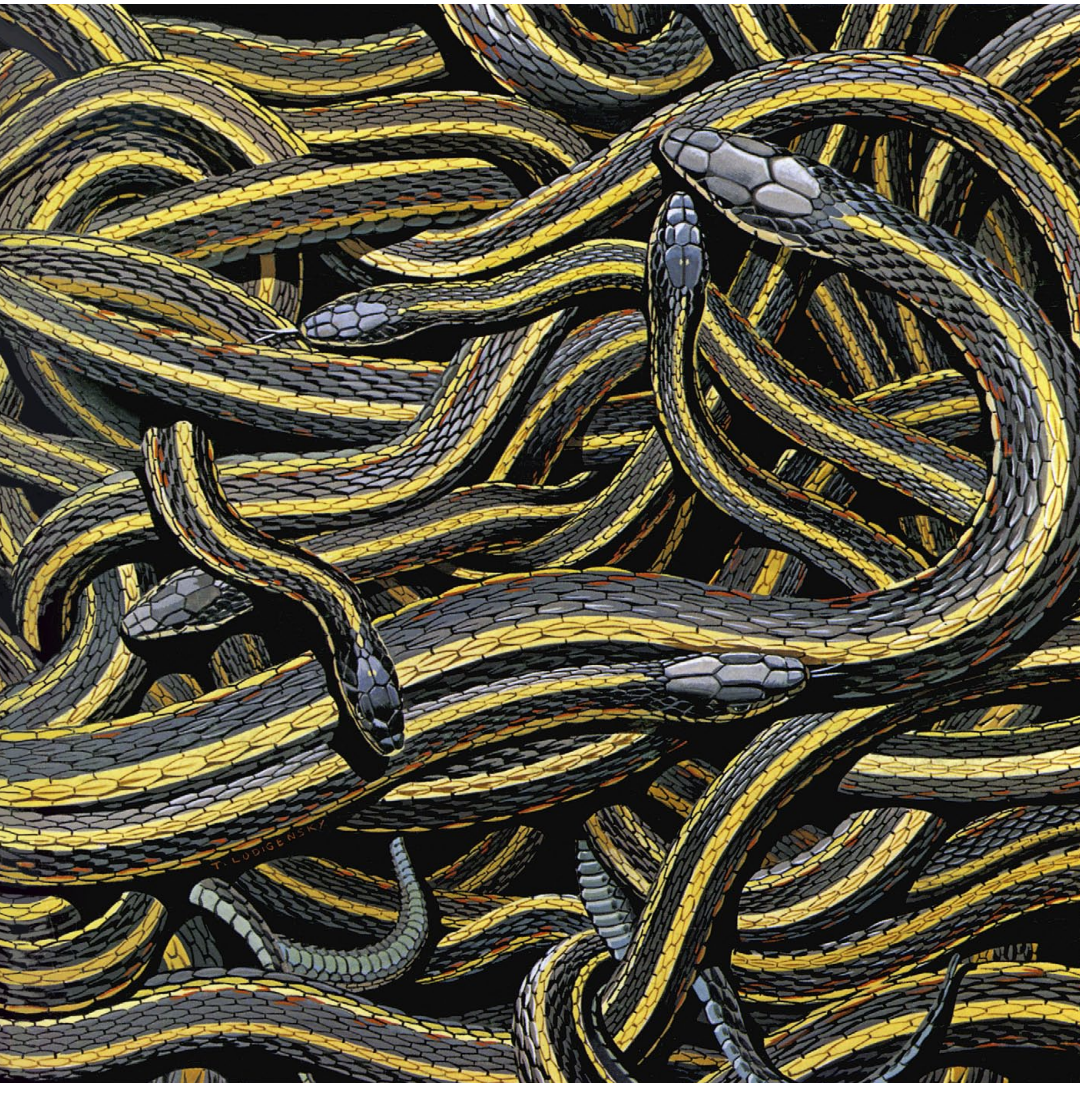
INVESTIGACION Y CIENCIA

Edición en español de SCIENTIFIC AMERICAN



OVILLO DE SERPIENTES EN APAREAMIENTO

Enero 1983
350 PTAS.

Los espacios en gris
corresponden a publicidad
en la edición impresa

Número 76
Enero 1983

INVESTIGACION Y
CIENCIA *Edición en español de* SCIENTIFIC AMERICAN

EDITA Prensa Científica, S. A.
Calabria, 235-239
Barcelona-29 (ESPAÑA)

Colaboradores de este número:

Asesoramiento y traducción:

Fernando José Rodilla: *Moratoria para el rearme nuclear;* Joandomènec Ros: *Explotación de especies que comparten un ecosistema;* Montserrat Domingo: *El crecimiento de Norteamérica;* Isabel García Acha y Julio Rodríguez Villanueva: *Un interruptor genético en un virus bacteriano;* Ramón Pascual: *Glubolas;* Javier Niell: *Ecofisiología de la serpiente jarretera;* Andrés Lewin Richter: *Física de los timbales;* Luis Bou: *Temas metamágicos;* J. Vilardell: *Taller y laboratorio.*

Ciencia y sociedad:

Francisco García Valdecasas y Tomás Santos

Libros:

Ramón Margalef, Francesc Carmona y R. Fernández González



LA PORTADA

La pintura de portada muestra un aspecto de la conducta reproductora de la serpiente jarretera de flanco rojo, una especie indígena del oeste del Canadá (véase "Ecofisiología de la serpiente jarretera", por David Crews y William R. Garstka, en este mismo número). Las serpientes aparecen aquí poco después de abandonar la guarida donde han pasado el invierno. Una hembra intenta alejarse de las cercanías del refugio; su cuerpo, de unos 60 centímetros de largo, cruza la ilustración de izquierda a derecha, luego se curva hacia arriba. Frena su avance un ovillo de machos que la cortejan formando un enjambre de apareamiento a su alrededor. Los machos son menores que ella. Uno, que la ha cubierto con éxito, alinea su cuerpo con el de la hembra y aprieta la mandíbula contra su dorso. Cuando se iñicia la cópula, los machos que han fracasado en el intento regresan a la boca del agujero y aguardan la salida de otra hembra.

Suscripciones:
Prensa Científica, S. A.
Calabria, 235-239
Barcelona-29 (España)
Teléfono 322 05 51 ext. 37

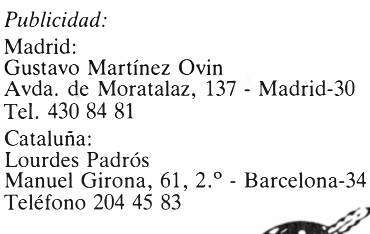
Condiciones de suscripción:
España:
Un año (12 números): 3.850 pesetas
Extranjero:
Un año (12 números): 52 U.S. $
Ejemplar atrasado ordinario:
350 pesetas
Ejemplar atrasado extraordinario:
450 pesetas

Distribución para España
Distribuciones de Enlace, S. A.
Ausias March, 49 - Barcelona-10

Distribución para los restantes países:
Editorial Labor, S. A.
Calabria, 235-239 - Barcelona-29

Publicidad:
Madrid:
Gustavo Martínez Ovin
Avda. de Moratalaz, 137 - Madrid-30
Tel. 430 84 81
Cataluña:
Lourdes Padrós
Manuel Girona, 61, 2.° - Barcelona-34
Teléfono 204 45 83

Controlado por O.J.D.



PROCEDENCIA DE LAS ILUSTRACIONES

Pintura de la portada de Ted Lodigensky

Página	Fuente	Página	Fuente
9-17	George V. Kelvin	82-83	Patricia J. Wynne
21	Patricia J. Wynne	85	Barry Stark, Universidad del Norte de Illinois
22-28	Walken Graphics	86-90	Allen Beechel
31	Andrew Tomko	92	Charles E. Bracker, Universidad de Purdue
32	Andrew Tomko (*arriba*), Patricia J. Wynne (*abajo*)	94	R. Sentandreu, J. Ruíz-Herrera y M. V. Elorza (*izquierda y centro*); Miguel Alonso (*derecha*)
33	Andrew Tomko	95-96	R. Sentandreu, J. Ruíz-Herrera y M. V. Elorza
34-35	David L. Jones, Servicio Geológico de los Estados Unidos (*arriba*), Andrew Tomko (*abajo*)	97-101	M. Alonso, R. Sentandreu, J. Ruíz-Herrera y M. V. Elorza
36-37	Todd Pink	102	S. Barnicki-García, C. E. Bracker, E. Reyes y J. Ruíz-Herrera
38-41	Andrew Tomko	103	F. Uruburu, V. Elorza, J. R. Villanueva
42-43	Todd Pink	104	R. Sentandreu, J. Ruíz-Herrera y M. V. Elorza (*arriba*), M. Alonso, R. Sentandreu, J. Ruíz-Herrera y M. V. Elorza (*abajo*)
44	Andrew Tomko	112	Arthur Eisenkraft
45	Todd Pink	113-114	Michael Goodman
47-48	Miguel Alonso	115-118	Arthur Eisenkraft
51	Richard J. Feldmann, Institutos Nacionales de la Salud de los EE.UU.		
52-60	Alan D. Iselin		
63-72	Jerome Kuhl		
74	Bianca Lavies, © 1975 National Geographic Society		
76-80	Patricia J. Wynne		
81	Andrew P. Halpert y William R. Garstka		

ISSN 0210-136X
Dep. legal: B. 38.999-76
Fotocomposición Tecfa
Pedro IV, 160 - Barcelona-5
Fotocromos reproducidos por GINSA, S.A.
Imprime GRAFESA
Gráfica Elzeviriana, S. A.
Napoles, 249 - Tel. 207 40 11
Barcelona-13
Printed in Spain - Impreso en España

Los autores

RANDALL FORSBERG ("Moratoria para el rearme nuclear") es directora del Instituto de Estudios de Defensa y Desarme de Brookline, Massachusetts. Se formó en el Barnard College. En 1968 comenzó a interesarse por la carrera armamentística entre los Estados Unidos y la Unión Soviética. De 1968 a 1972 trabajó en el Instituto Internacional de Investigaciones para la Paz de Estocolmo (SIPRI). De 1974 a 1980 cursó ciencias políticas en el Instituto de Tecnología de Massachusetts. Ese mismo año fundó el Instituto de Estudios de Defensa y Desarme. Forsberg escribió el primer borrador del "Call to Halt the Nuclear Arms Race" ("*Llamamiento para la detención de la carrera nuclear*"), que constituye el documento donde se trazan las líneas maestras de la campaña de moratoria nuclear.

JOHN R. BEDDINGTON y ROBERT M. MAY ("Explotación de especies que comparten un ecosistema") son biólogos a los que une un interés común por la dinámica de las poblaciones naturales. Beddington es miembro del claustro de la universidad neoyorkina. En situación de excedencia, dirige hoy el programa marino patrocinado por el Instituto Internacional para el Ambiente y el Desarrollo, que tiene su sede en Londres. Pasó por la Facultad de Ciencias Económicas y Políticas de la capital inglesa, se especializó en filosofía de la ciencia y estadística matemática y terminó por doctorarse en dinámica de poblaciones con un estudio sobre el ciervo común de Escocia. Se trasladó en 1973 a Nueva York. May ostenta la cátedra "Class of 1877" de la Universidad de Princeton, donde enseña zoología, aunque su peripecia académica también ha sido bastante inquieta: se licenció y doctoró en física teórica por la Universidad de Sydney, dio clases de matemática aplicada en Harvard, volvió a su Australia natal para enseñar física en Sydney y, por último, se instaló en Princeton en 1973.

DAVID L. JONES, ALLAN COX, PETER CONEY y MYRL BECK ("El crecimiento de Norteamérica occidental") son geofísicos especializados en tectónica de microplacas. Jones pertenece al Servicio Geológico de los Estados Unidos. Se ha dedicado con particular aplicación a la estructura y paleontología de las rocas de la costa pacífica de Norteamérica. Cox es decano de la Facultad de Geología de Stanford. Cursó la carrera en la Universidad de California en Berkeley, por la que se recibió de doctor en 1959. Coney da clases en la Universidad de Arizona. Ha investigado la tectónica regional de sistemas montañosos, el movimiento de placas y la tectónica de Nuevo México y Alaska. Beck enseña geología en la Western Washington University. Colaboró con la compañía Standard Oil y con el Servicio Geológico.

MARK PTASHNE, ALEXANDER D. JOHNSON y CARL O. PABO ("Un interruptor genético en un virus bacteriano") desarrollan su actividad científica en el campo de la biología molecular. El trabajo que se expone en el artículo se elaboró en la Universidad de Harvard, cuyo departamento de bioquímica y biología molecular dirige Ptashne. Johnson es becario postdoctoral de la Universidad de California en San Francisco. Pabo se encuentra dando clases de biofísica en la Facultad de Medicina de la Universidad Johns Hopkins. El y Johnson realizaron la tesis doctoral con Ptashne.

KENZO ISHIKAWA ("Glubolas") es físico e investigador en el City College de la Universidad de la ciudad de Nueva York. Nació en Japón. Se licenció en el Instituto de Tecnología de Tokyo y se doctoró, en 1976, por la Universidad nipona de Tohoku. Se trasladó entonces a los Estados Unidos, en calidad de investigador adscrito a la Universidad de California en Los Angeles. Con esa misma función pasó en 1980 al DESY (Deutsches Elektronen-Synchrotron) de Hamburgo, en la República Federal de Alemania. Allí estuvo un año. Además del tema que expone a lo largo de su artículo, Ishikawa ha profundizado en las teorías de aforo (gauge), la desintegración del protón y los monopolos magnéticos.

DAVID CREWS y WILLIAM R. GARSTKA ("Ecofisiología de la serpiente jarretera") son biólogos que comparten un particular interés por la fisiología y conducta de las serpientes. Crews es profesor adjunto de zoología de la Universidad de Texas en Austin. Se licenció por la de Maryland, doctorándose, en 1973, por la de Rutgers. De 1973 a 1975 enseñó en la Universidad de California en Berkeley. En 1975 se trasladó a Harvard, y a principios de 1982, a Texas. Garstka enseña biología en la Universidad de Alabama en Huntsville. Comenzó sus estudios en la Universidad de California en Los Angeles; tras ocho años de trabajo como técnico de laboratorio se incorporó a Harvard, donde obtuvo el doctorado, en 1982, con una disertación sobre la comunicación química entre serpientes.

THOMAS D. ROSSING ("Física de los timbales") es profesor de física de la Universidad del Norte de Illinois. Licenciado por el Luther College, se doctoró en física, en 1954, por la estatal de Iowa. Trabajó luego tres años como investigador en la división UNIVAC de la Sperry Rand Corporation. En 1957 ingresó en el claustro de la facultad del St. Olaf College de Northfield, Minnesota, donde permaneció hasta 1971, siendo decano de su facultad de física los seis últimos años. Al término de ese período pasó a la Universidad del Norte de Illinois.

RAFAEL SENTANDREU, JOSE RUIZ-HERRERA y M. VICTORIA ELORZA ("La pared celular de los hongos") son microbiólogos. Sentandreu inició sus estudios de farmacia en la Universidad de Barcelona y los terminó, con el doctorado, en la Complutense de Madrid. Ha trabajado para el Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC). Pasó tres años en la Universidad inglesa de Cambridge y otros dos en el Instituto Waksman de microbiología de la Universidad norteamericana de Rutgers. En la actualidad ostenta la cátedra de microbiología de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Valencia. Ruíz-Herrera se formó en el Instituto Politécnico Nacional de la ciudad de México. Tras obtener allí el doctorado en química bacteriana y parasitología se trasladó a la Universidad de Rutgers. Volvió a su México natal, donde dirige hoy el Instituto de Investigación en biología experimental de la Universidad de Guanajuato. En 1974 se le concedió el premio de la Academia Nacional de Investigación Científica. Elorza se formó en la Universidad Complutense de Madrid. Pasó el bienio de 1966 a 1968 en la de Cambridge, trabajó en la salmantina, colaboró con el CSIC y actualmente investiga en el departamento de microbiología de la Facultad de Farmacia de la Universidad de Valencia.

Hace...

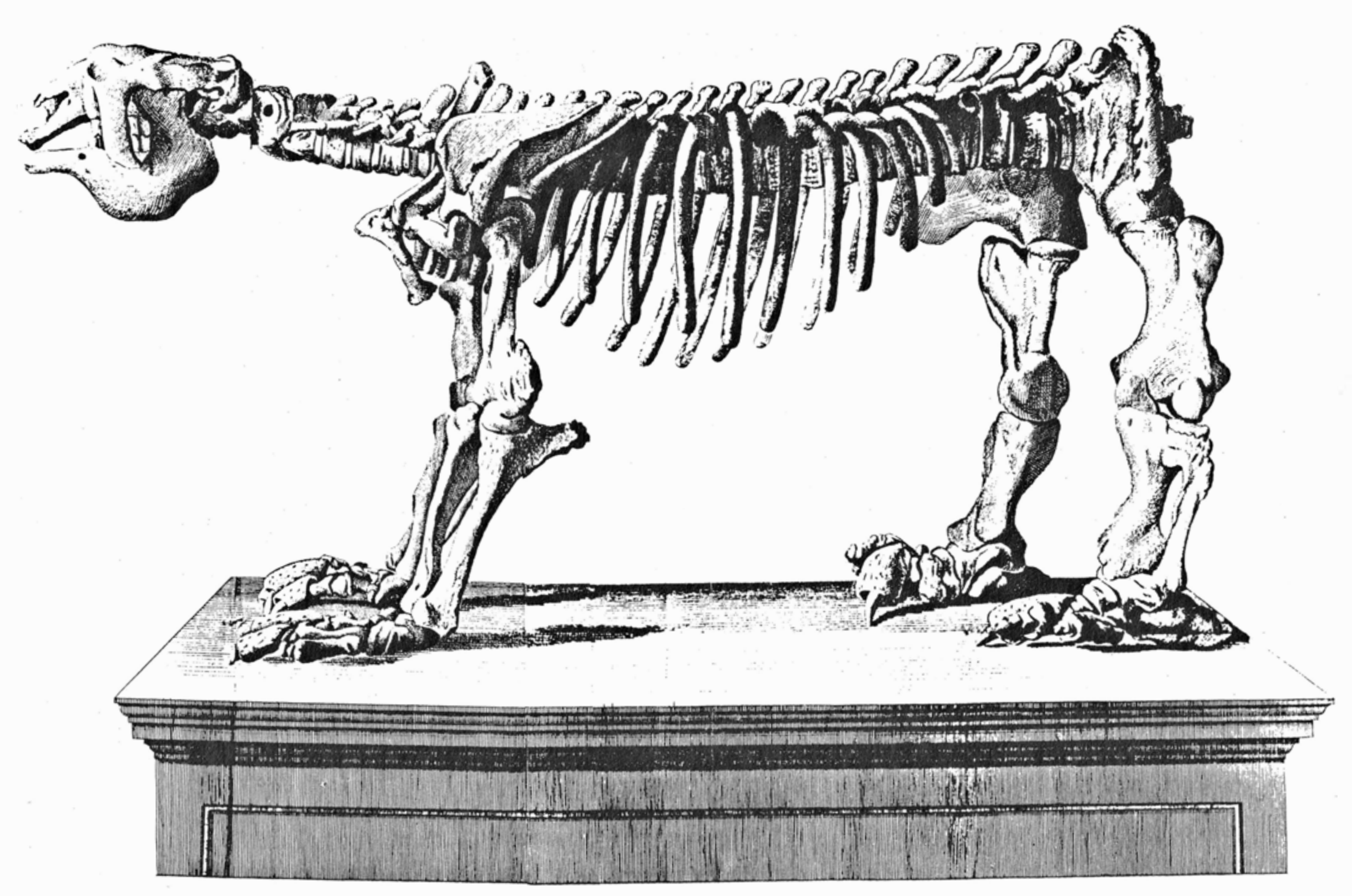
José M.ª López Piñero

... doscientos años

Apareció el *Quaderno primero de los animales y monstruos del Real Gabinete de Historia Natural de Madrid*. Su autor, el valenciano Juan Bautista Bru de Ramón, ocupó el cargo de "Pintor y Disecador" de dicho Real Gabinete desde la fundación del mismo, en 1771, hasta su muerte, que se produjo en 1799. A lo largo de estas tres décadas desarrolló una activa labor en torno a la zoología, como ilustrador, naturalista y anatomista.

Tras el citado "Quaderno primero", Bru fue publicando otros hasta completar la obra titulada *Colección de láminas que representan los animales y monstruos del Real Gabinete de Historia Natural de Madrid, con una descripción individual de cada uno*. Se trata de un atlas en dos volúmenes, el primero de los cuales quedó terminado en 1784 y el segundo, en 1786. Con la finalidad de difundir las piezas zoológicas de mayor interés que tenía el Real Gabinete, Bru ofreció setenta y tres láminas que representan, con dibujos de gran belleza y realismo cuidadosamente trazados a escala, especies de animales propios de la Península Ibérica, junto a otras de la fauna americana, africana, asiática y oceánica, así como varios "monstruos" o curiosidades teratológicas, como una "liebre con dos cuerpos" y un "pollo de tres pies". Las calcografías, iluminadas, van acompañadas de textos descriptivos del propio Bru que comienzan situando la especie en el *Systema Naturae* de Linneo y en las obras de otros naturalistas. Vale la pena recoger, a modo de muestra, la descripción minuciosa que nos hace del avestruz:

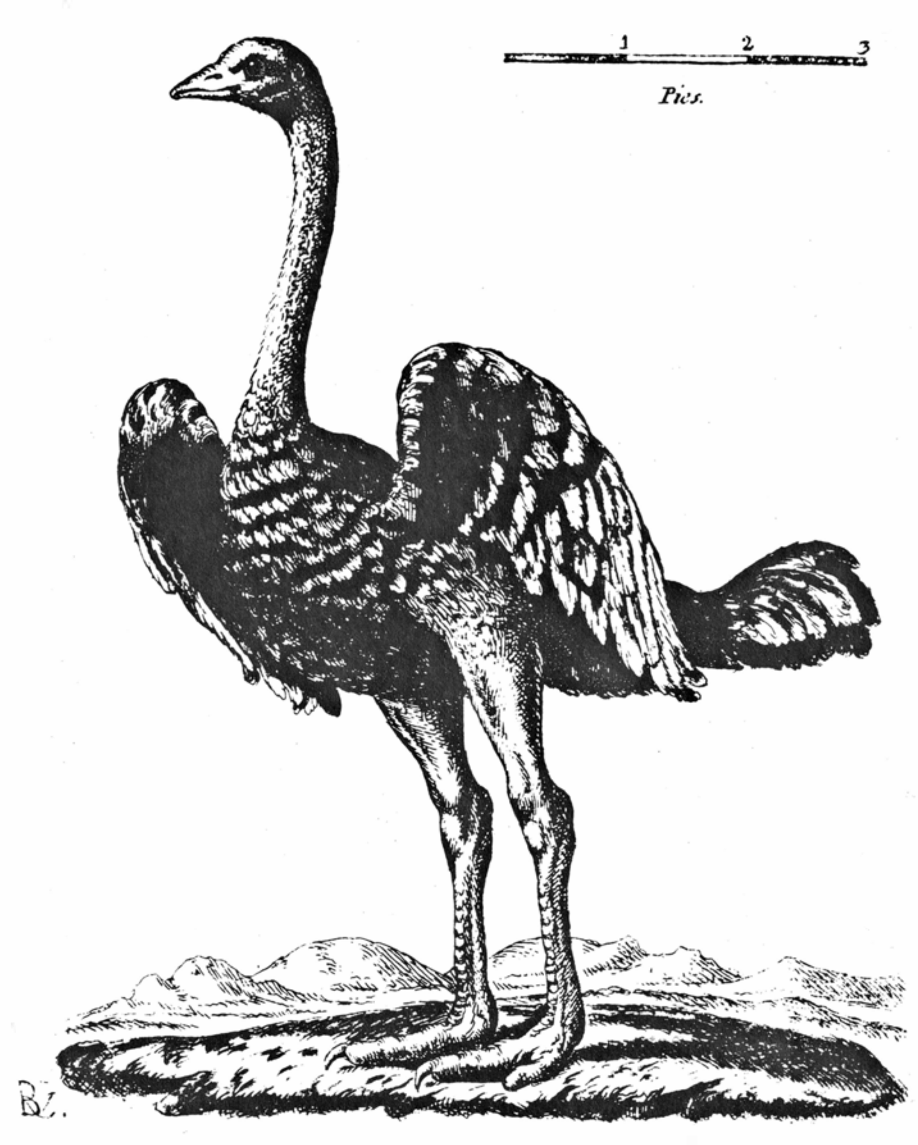
"Avestruz. Se halla en Siria, Arabia, Libia y Africa. Pone las más de las veces en la arena hasta 50 huevos blancos y lisos; los empolla solo la noche. El avestruz pasa por la más grande de las aves. No pueden volar por la pequeñez de sus alas respecto a su gran pesadez, pues algunos pesan de 70 a 80 libras. Para hablar claramente de estas aves, es preciso decir que las plumas que salen de sus alas están todas afiladas o deshiladas, descompuestas, y que sus barbas son unos pelos o hilos largos



1. Primera de las cinco láminas que acompañan la **Descripción** *de Bru acerca del esqueleto de* **Megatherium** *que estudió y montó en 1790. El ejemplar, primer esqueleto de mamífero fósil que fue reconstruido en Europa, se conserva en el Museo de Ciencias Naturales, de Madrid.*

despegados unos de otros, que no pueden hacer cuerpo juntos o unirse para batir el aire y sostenerse en él, que es la principal función de las plumas, y por lo mismo todas las del avestruz son inútiles para volar; pero las alas le sirven para aumentar la ligereza de su carrera, que es velocísima. Su cabeza, flancos y muslos, que son muy gruesos, musculosos, y en donde reside la principal fuerza, tienen poco o nada de pelo. Sus pies grandes, nerviosos y guarnecidos de carne, no tienen sino los dedos muy semejantes a los del camello, y sus alas armadas de dos púas semejantes a las del puerco-espín, más parecen brazos que alas, y les sirven de defensa natural y precisa, porque está obligado a habitar siempre sobre la tierra. El orificio de sus orejas está descubierto, y sólo guarnecido de pelo en la parte interior, donde está el canal auditivo. El párpado superior está guarnecido de largas pestañas, y se mueve como en los cuadrúpedos; pero la forma total de sus ojos tiene más semejanza con los del hombre. La cabeza es pequeña, chata, y compuesta de huesos muy tiernos y endebles, pero fortalecida a su extremo con una plancha de cuerno sostenida por una colona de 17 vértebras poco más o menos, y la situación del cuerpo es paralela al horizonte. El espinazo tiene dos pies de largo, y 7 vértebras en donde se articulan 7 pares de costillas, de las cuales dos son falsas y cinco verdaderas, y estas últimas están duplicadas en su origen, pero después se reúnen en una sola rama. El pico es mediano y capaz de grandísima abertura; la lengua muy corta y las ventanillas de las narices están en el pico superior, no muy apartadas de su base. El avestruz suele poner y cubrir de 12 a 15 huevos cada vez, según el clima y país que habita. Thexerol dice que cada macho tiene solo una hembra. Según otros autores, para empollar sus huevos amontonan groseramente con sus pies una porción de arena en que depositan los huevos; y hay quien añade que con el calor del sol se empollan, y sólo por la noche los cubren los padres, los cuales velan con gran cuidado en la conservación de los huevos, que son muy duros, pesados y gruesos. Sus hijos luego que nacen pueden buscar la comida y correr; pero esto se entiende en la zona tórrida, donde hallan el grado de calor correspondiente: no sucediendo así en el cabo de Buena Esperanza, donde las madres cuidan de ellos hasta que puedan atender por sí mismos a su conservación y sustento. Los avestruces se alimentan de vegetables; pero tienen tal calor y virtud digestiva en el estómago que tragan muchas veces y digieren hierro, cobre, piedras, vidrio, leña y todo lo que se les presenta... El avestruz es ave propia y particular de Africa, de las Islas vecinas a aquel Continente, y de la parte de Asia que confina con el Africa. Habitan en los sitios más desiertos, solitarios y áridos, donde casi nunca llueve. Los árabes dicen que estas aves no beben. Se unen en tropas muy numerosas que parecen escuadrones de tropa. Sus huevos son buenos para curar el cáncer; de la sangre, grasa, carne y sus plumas se hace gran comercio. La coca de estos huevos se endurece con el tiempo, y se hacen de ella unas copas que parecen de marfil. En Europa despellejan a los avestruces, y venden sus pieles a los mercaderes de Alexandría. Los habitantes de Dara y Libia mantienen manadas de avestruces, les arrancan las plumas de primera calidad, y las venden para el adorno de muchas personas de distinción. Cuando están mansos pueden servir en lugar de caballos; y así el tirano Firmio, que se hizo proclamar Emperador de Egipto a fines del siglo tercero, andaba en un carro tirado por grandes avestruces. De estos animales se dice que corren con más velocidad que los caballos."

La contribución de Bru que tuvo mayor trascendencia fue montar y estudiar un esqueleto de *Megatherium* procedente de Sudamérica, primer esqueleto de mamífero fósil que fue reconstruido en Europa. El ejemplar llegó al Real Gabinete en septiembre 1789, remitido por el virrey del Río del Plata, marqués de Loreto, "con una relación que manifestaba haberse encontrado en las excavaciones que se hacían en las orillas del río Luján, que corre inmediato a la villa de este nombre que está a unas trece leguas al oeste sudoeste de Buenos Aires". Además de montar el esqueleto, Bru realizó un detenido estudio anatómico del mismo, que expuso en una *Descripción* y en cinco grandes láminas. Pruebas de estas últimas junto con una nota de un naturalista francés residente en Madrid apellidado Roume, llegaron a manos de Georges Cuvier, quien, sobre esta base, publicó una "noticia" sobre el tema; terminaba afirmando que "este esqueleto es uno de los descubrimientos más preciosos que se han hecho en la Historia Natural de mucho tiempo a esta parte". El texto y las láminas de Bru y la traducción castellana de esta noticia de Cuvier fueron, por último, editados en 1796 por el ingeniero José Garriga, con el título de *Descripción del esqueleto de un quadrú-*



2. *Lámina de la* **Colección**, *de Juan Bautista Bru.*

pedo muy corpulento y raro que se conserva en el Real Gabinete de Historia Natural de Madrid. El texto de Bru, “Descripción del esqueleto en particular según las observaciones hechas al tiempo de armarle y colocarle en este Real Gabinete”, ocupa dieciséis páginas; las cinco láminas están firmadas por Bru como dibujante y por M. Navarro como grabador.

Bru colaboró también con Antonio Sáñez Reguart, comisario de Guerra de Marina y director de la Real Compañía Marítima, en la preparación de un gran estudio sobre la fauna marítima española. Para realizarlo, Sáñez Reguart visitó, durante más de una década, “todas las costas de la Península, que expresamente rodeó por la orilla del agua, recogiendo, observando y escribiendo sobre los peces, insectos marinos, crustáceos, testáceos, plantas y aves marinas de ambos mares”. Bru se encargó de “desempeñar la parte anatómica” y de dibujar y grabar las láminas, de las cuales se conservan ciento treinta y seis en la biblioteca del Palacio Real de Madrid y series más cortas en otras instituciones. El libro quedó interrumpido en 1790, cuando ambos autores se dedicaron, por encargo real, a preparar un *Diccionario histórico de las artes de la pesca nacional*. La nueva obra, que fue impresa entre 1791 y 1795, es un repertorio por orden alfabético, con cinco volúmenes y más de trescientas láminas, y constituye el estudio de conjunto de mayor importancia que ha sido dedicado a los procedimientos de pesca utilizados en España. Todas las láminas fueron, al parecer, dibujadas por Bru y grabadas por un tal Navia, aunque solamente en la primera figura el nombre de ambos.

Moratoria para el rearme nuclear

En la mayoría de las elecciones que se vienen convocando en Occidente se ofrecen programas que hablan de la necesidad de una congelación nuclear. ¿En qué consiste semejante freno al desarrollo armamentista?

Randall Forsberg

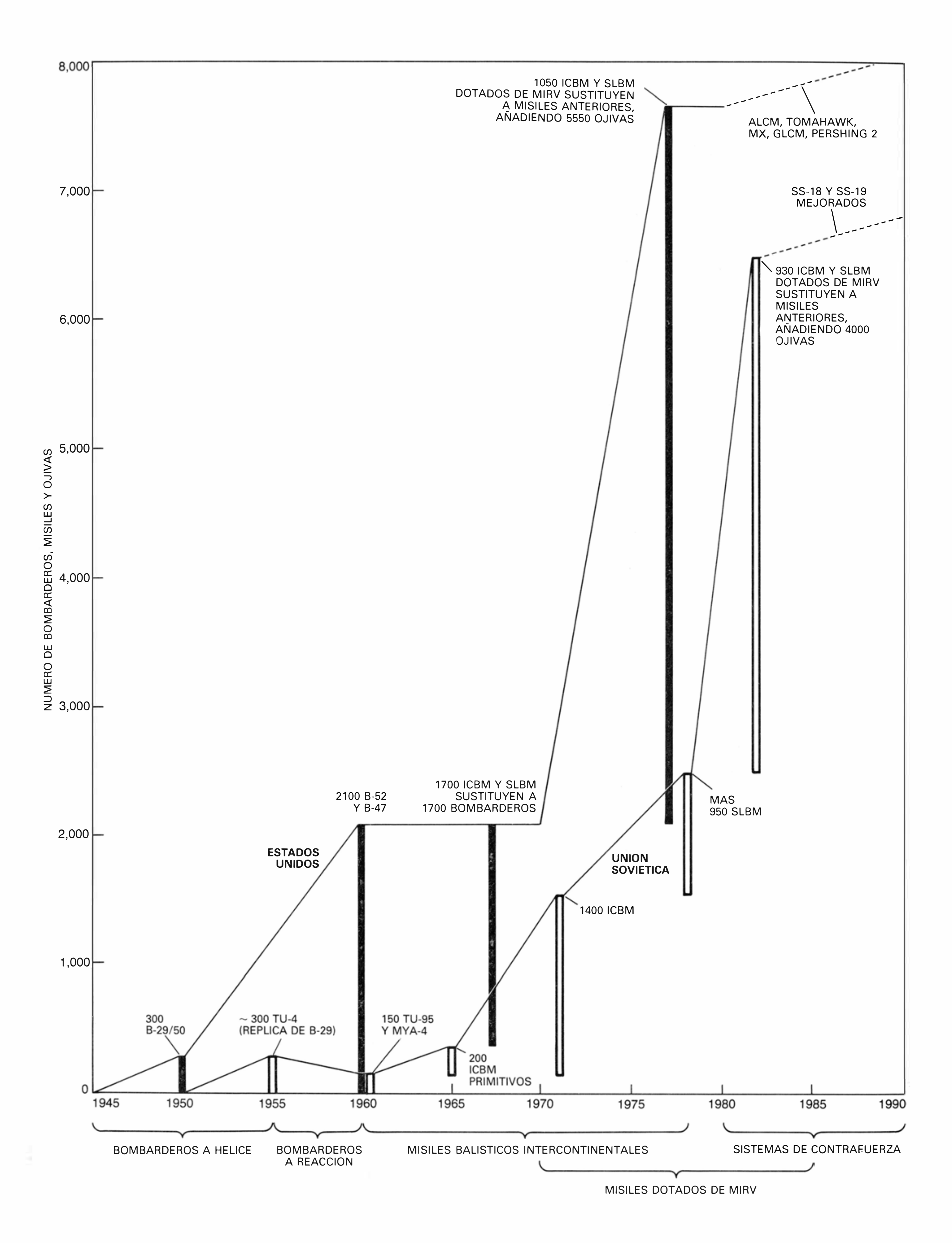
Si nos atenemos al caso norteamericano, observamos que la idea de una "congelación" bilateral del armamento nuclear entre los Estados Unidos y la Unión Soviética ha sido objeto de duros debates. Lisa y llanamente, se trataría de suspender la carrera de armamento nuclear a través del paro inmediato del desarrollo y fabricación de cualquier sistema de arma nuclear en una y otra potencia. El interés ciudadano expresado, por ejemplo, por los votos emitidos en convocatorias de varia índole indujo a proponer, vía moción ante el Congreso de los Estados Unidos, ese sentimiento. Su votación quedó bloqueada en el Senado y no prosperó en la Cámara de Representantes, donde perdió, en agosto del año pasado, por el escaso margen de 204 votos contra 202. Pero el tema va a ser objeto de plebiscito en próximas convocatorias regionales y en las elecciones al Congreso; entonces, la cuarta parte de la población de los Estados Unidos manifestará su voluntad. Después del estancamiento de la economía, la cuestión de la moratoria nuclear es lo que más preocupa a los ciudadanos.

La congelación, que se defendía ya en el "Llamamiento para detener la carrera de armamento nuclear" ("Call to Halt the Nuclear Arms Race"), cuyo borrador escribí yo misma y que publicaron, en abril de 1980, varios grupos de opinión, trasciende otras medidas de control de armamento que se han venido postulando a lo largo de los últimos 25 años para detener la producción, ensayo e, implícitamente, el desarrollo de armas atómicas y, por tanto, su despliegue. En su misma sencillez, que le ha valido el favor público, nuestra propuesta de congelación responde sin rodeos al peligroso giro que ha tomado la carrera armamentista. La moratoria excluiría la producción de una nueva generación de ingenios "contra fuerzas" por parte de los Estados Unidos y la Unión Soviética: los diseñados para atacar las fuerzas nucleares del oponente, que tendrían por misión última desarmar a la nación antagonista y hacer de su población su rehén. La búsqueda de una mayor potencia contra fuerzas ha rebasado el punto en que los contendientes podían destruirse sólo mutuamente. La producción de esas armas aumentaría el riesgo de guerra nuclear. Su despliegue actuaría de elemento de presión que induciría a los gobernantes, en momentos críticos de tensión, a disparar sus efectivos en primer lugar, antes de sufrir un ataque, y tal vez a poner sus fuerzas nucleares en un estado de «lanzamiento ante alarma», en tiempos de paz. La moratoria impediría medidas tan peligrosas.

Ayudaría, asimismo, a dar cumplimiento a otros objetivos más deseables. Los Estados Unidos y la Unión Soviética, satisfaciendo el compromiso de parar esa carrera suscrito en 1970 con el Tratado de No Proliferación, se mostrarían remisos a dotar con armamento nuclear a los países que carecen del mismo. Permitiría el avance mundial en ese terreno del control y en otros de interés general. Sin olvidar los miles de millones de dólares que se ahorrarían.

El momento es propicio para una moratoria bilateral. Por primera vez, desde la segunda guerra mundial, ambas naciones han llegado a una situación de equipotencia. Rusia aventaja en algunos sectores, los Estados Unidos en otros. Las cifras citadas con mayor frecuencia comparan el número de misiles balísticos y bombarderos "estratégicos" y el número de ojivas atómicas y bombas de caída libre que transportan. La Unión Soviética dispone de un arsenal de misiles estratégicos más nutrido: 1398 misiles balísticos intercontinentales con base en tierra (ICBM), por 1052 los norteamericanos, y 950 misiles balísticos con base en submarinos (SLBM), por 520 los Estados Unidos. Además, la industria bélica soviética ha puesto su fuerza estratégica en el nivel en que se encontraba la norteamericana, armando los misiles con MIRV ("*m*ultiple *i*ndependently targetable *r*eentry *v*ehicles", misiles de ojivas múltiples). Los ICBM soviéticos instalados en tierra transportan más y mayores ojivas nucleares. Por su parte, Estados Unidos cuenta con un mayor número de cabezas nucleares en sus SLBM y tiene también muchos más bombarderos intercontinentales y de mucha mayor capacidad de carga. Además, va diez años por delante en el campo de la nueva tecnología de misiles crucero de vuelo bajo, de corto y largo alcance [*véase la figura 2*].

Más significativo que la comparación de cifras de armamento lo es el hecho de que ambos países han alcanzado una enorme capacidad de destrucción. Cada uno de ellos cuenta con un volumen de armamentos suficiente para aniquilar varias veces la población urbana del contrario. Así pues, aun en el caso de que la Unión Soviética llegase a destruir todos los ICBM, todos los bombarderos y todos los submarinos norteamericanos surtos en sus bases, Estados Unidos contaría todavía con unas 2400 ojivas nucleares en sus submarinos en alta mar, totalmente invulnerables a ese ataque preventivo. Con ese número podría arrasarse varias veces las 300 ciudades más importantes de la Unión Soviética, que albergan a un tercio de su población y tres cuartos de su industria. A su vez, se calcula que un ataque por parte de Estados Unidos a los ICMB y a las bases de los bombarderos y de los submarinos de la Unión



1. HISTORIA DE LA CARRERA DE ARMAMENTOS NUCLEARES, reflejada en estas dos curvas. Las barras verticales representan el número total de sistemas estratégicos de distribución y de ojivas de misiles existentes en el arsenal de cada uno de los dos países; las negras corresponden a Estados Unidos y las blancas a Rusia. Una congelación de las armas nucleares impediría que prosiguiese la carrera de armamentos (*líneas a trazos disueltos*).

Soviética dejaría a salvo unas 1200 ojivas estratégicas, que serían más que suficientes para infligir un daño equivalente a los centros urbanos norteamericanos [*véase la figura 3*].

La congelación mantendría tal paridad. Impediría que Estados Unidos alcanzara una nueva y desestabilizadora posición ventajosa en su capacidad de respuesta, proyectada por la administración Reagan [*véase la figura 4*], que a su vez instaría un inevitable esfuerzo por parte de la Unión Soviética para acortar las distancias.

Como se expuso en el "Llamamiento", una moratoria por ambas partes supondría detener todo esto: la producción de material de fisión (uranio 235 y plutonio) para armas nucleares; la fabricación, el montaje y las pruebas de ojivas nucleares; las pruebas, la producción y el despliegue de misiles capaces de transportar ojivas nucleares; las pruebas de nuevos tipos de aviones y la producción y el despliegue de todos aquellos aparatos cuya función primordial fuese la de transportar armamentos nucleares.

Para cumplir su promesa de constituir un nuevo paso adelante en el control de armamentos, la congelación habrá de ser total. Una de las razones para ello es la de facilitar su comprobación. En todos los acuerdos para el control de armamentos firmados hasta la fecha, las partes implicadas han dejado en principio esa posibilidad a métodos "nacionales" de comprobación, es decir, a métodos que puede utilizar cada parte por sí sola, sin necesidad de cooperación mutua. Entre ellos, se halla principalmente la vigilancia por medio de satélites. Por eso, hay quienes han defendido que la suspensión debería limitarse al despliegue de grandes sistemas de distribución de armas nucleares, cuyo control está confiado, con

SISTEMAS NORTEAMERICANOS DE ARMAMENTO NUCLEAR

Número	Designación	Ojivas transportadas: Número	Ojivas transportadas: Potencia y tipo	Ojivas desplegadas
FUERZAS OFENSIVAS "ESTRATEGICAS" INTERCONTINENTALES				
Misiles balísticos intercontinentales				
300	Minuteman 3 mejorados	3	Ojiva MIRV de 335 kt.	900
250	Minuteman 3	3	Ojiva MIRV de 170 kt.	750
450	Minuteman 2	1	Ojiva de 1500 kt.	450
52	Titan 2	1	Ojiva de 9000 kt.	52
Misiles balísticos embarcados en submarinos				
304	Poseidón	10	Ojiva MIRV de 40 kt.	3040
216	Trident 1	8	Ojiva MIRV de 100 kt.	1728
Bombarderos intercontinentales				
75	B-52D	4	Bomba de p. var., 100-1000 kt.	300
255	B-52G/H	4	Bomba de p. var., 100-1000 kt.	1020
		+4	Misil SRAM de 170 kt.	1020
60	FB-111	2	Bomba de p. var., 100-1000 kt.	120
		+2	Misil SRAM de 170 kt.	120
DEFENSA AEREA ESTRATEGICA				
Avión interceptor				
120	F-106	2	Cohete Genie de (1) kt.	(240)
Misil antiaéreo				
(100)	Nike Hercules	1	Ojiva de (10) kt.	(100)
PATRULLAS PARA SUBMARINOS ESTRATEGICOS				
Avión antisubmarino de largo alcance				
230	P-3 Orión	(2)	Carga de profundidad de (10) kt.	(460)
Submarinos				
17	Los Angeles SSN	(4)	Misil Subroc de (5) kt.	(276)
37	Sturgeon SSN	(4)		
13	Permit SSN	(4)		
1	Lipscomb SSN	(4)		
1	Narwhal SSN	(4)		

SISTEMAS SOVIETICOS DE ARMAMENTO NUCLEAR

Número	Designación	Ojivas transportadas: Número	Ojivas transportadas: Potencia y tipo	Ojivas desplegadas
FUERZAS OFENSIVAS "ESTRATEGICAS" INTERCONTINENTALES				
Misiles balísticos intercontinentales				
580	SS-11	1	(1000) kt. (o 3 MRV)	580
60	SS-13	1	Ojiva de (1000) kt.	60
150	SS-17	4	Ojiva MIRV de (200) kt.	(600)
(50)	SS-18	1	Ojiva de (10.000) kt.	(50)
(258)	SS-18	8	Ojiva MIRV de (550) kt.	(2064)
(50)	SS-19	1	Ojiva de (1000) kt.	(50)
(250)	SS-19	6	Ojiva de (550) kt.	(1500)
Misiles balísticos embarcados en submarinos				
18	SS-N-5	1	Ojiva de (1000) kt.	18
374	SS-N-6	1	(1000) kt. (o 3 MRV)	374
290	SS-N-8	1	Ojiva de (1000) kt.	290
(12)	SS-NX-17	1	Ojiva de (1000) kt.	12
(192)	SS-N-18	(3)	Ojiva MIRV de (200) kt.	(576)
(32)	SS-N-18	(7)	Ojiva MIRV de (200) kt.	(224)
Bombarderos intercontinentales				
30	Tu-95 (*Bear*)	2	Bomba de 1000 kt.	60
75	Tu-95 (*Bear*)	1	Bomba de 1000 kt.	75
		+1	AS-3 *Kangaroo* de (500) kt.	75
49	Mya-4 (*Bison*)	1	Bomba de 1000 kt.	49
MISIL ANTIBALISTICO				
32	*Galosh*	1	Ojiva de (100) kt.	32
DEFENSA AEREA ESTRATEGICA				
Misiles antiaéreos				
2000	SA-5 *Gammon*		Capacidad nuclear incierta	(1000)
4000	SA-3 *Goa*			
3000	SA-2 *Guideline*			
3200	SA-1 *Guild*			
PATRULLAS PARA SUBMARINOS ESTRATEGICOS Y ANTISUBMARINOS				
Avión antisubmarino de largo alcance				
50	Tu-95 (*Bear F*)		Pueden llevar cargas nucleares de profundidad	(100)
50	Il-38 (*May*)			
Submarinos				
7	*Victor 3*	(4)	SS-N-15 de (15) kt.	(28)
6	*Victor 2*	(4)	SS-N-15 de (15) kt.	(24)
Navíos de superficie				
2	Kiev	(4)	SUW-N-1 de (15) kt.	(8)
2	Moskva	(4)	SUW-N-1 de (15) kt.	(8)
1	Kirov	(16)	SS-N-14 de (15) kt.	(16)
7	*Kara*	8	SS-N-14 de (15) kt.	56
10	*Kresta 2*	8	SS-N-14 de (15) kt.	80
30	*Krivak 1/2*	4	SS-N-14 de (15) kt.	120

2. RELACION de distribución y ojivas de los sistemas desplegados por Estados Unidos y la Unión Soviética. Los números entre paréntesis constituyen cálculos aproximativos. Globalmente consideradas, las cifras que se ofrecen pueden calificarse de conservadoras: no incluyen los aviones ni los misiles en

bastante fundamento, a la observación por satélite. Más vale esa congelación que ninguna, por supuesto. Existen, no obstante, argumentos de fuerza en favor de una moratoria que abarque tanto la fabricación como el despliegue y tanto los pequeños como los grandes sistemas.

Si no se prohíbe la fabricación, los militares de uno y otro lado pueden razonar que debería continuar la producción de misiles y bombarderos, de bombas y ojivas, para su simple almacenamiento. Así, el Tratado de Prohibición Parcial de Pruebas Nucleares de 1963 se vio seguido de un número de pruebas subterráneas mayor que el anterior de pruebas en superficie; el Tratado ABM (antimisiles balísticos) de 1972 ha encubierto el desarrollo intensivo de las pruebas de tales armas. Con una carrera "de producción sin despliegue", persistirían, por ambas partes y en confrontación, los costos y el crecimiento del potencial destructivo.

Este razonamiento conduce a pensar que todo acuerdo de congelación debería contemplar objetivos (prohibir la producción, por ejemplo) que, no obstante escaparse a la mutua comprobación, definen intenciones e interpretaciones de aspectos más verificables. Una clara declaración de intenciones tiene fuerza tanto en el campo de la legislación nacional como en el del derecho internacional.

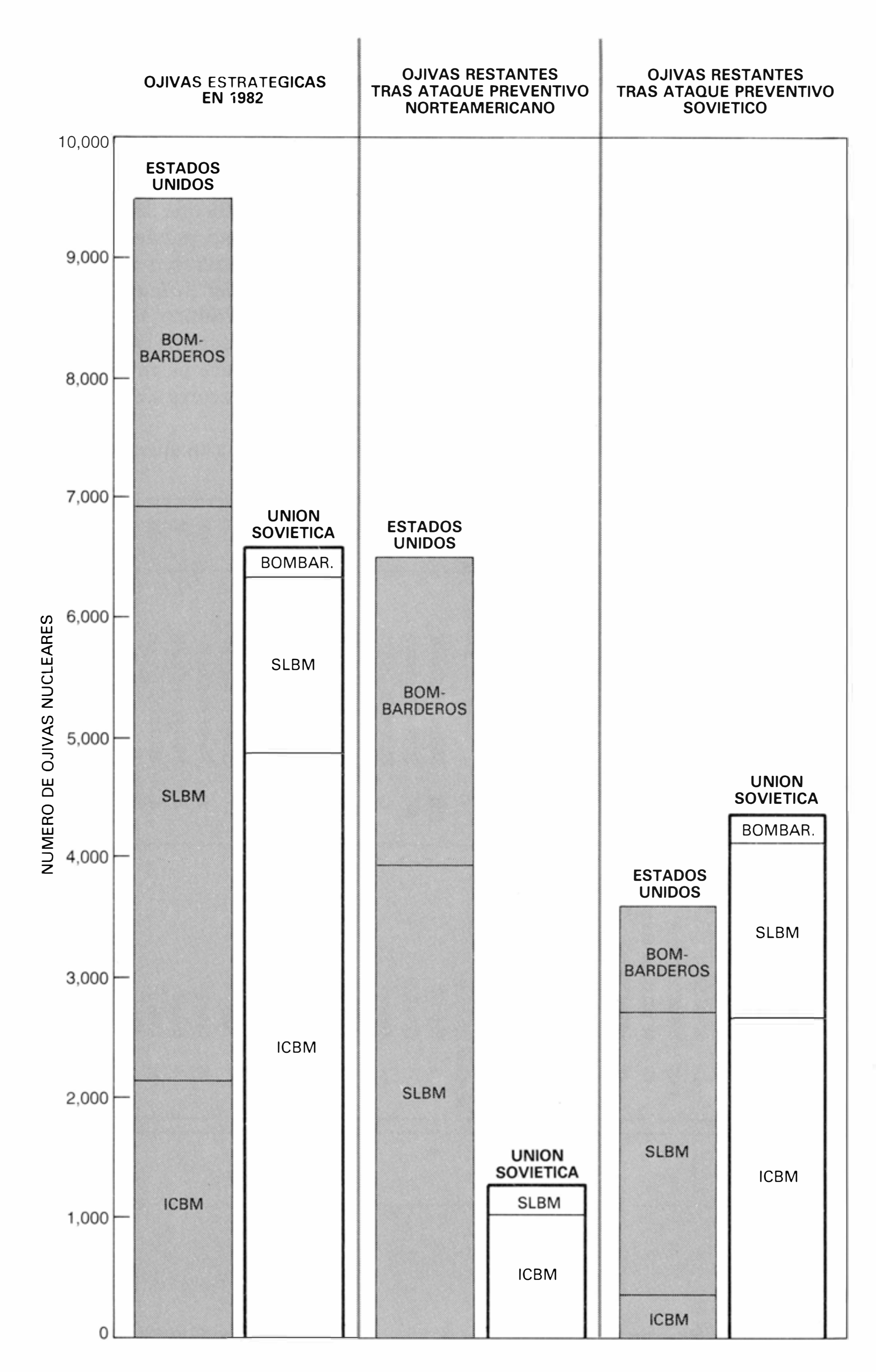
De hecho, la experiencia de treinta años de recurso a diferentes modos de comprobación muestra que las actividades de producción no pueden quedar ocultas, sino que se conocen muy bien. La publicación *Soviet Military Power* ("Poderío militar soviético"), que distribuye el Departamento de Defensa de Estados Unidos, ofrece un resumen de todo lo que se sabe acerca de la industria bélica en Rusia.

"La industria de armamentos com-

FUERZAS OFENSIVAS DE "TEATRO" DE MEDIO ALCANCE				
Aviones de combate				
260	F-111 (base-tierra)	2		
380	F-15 (base-tierra)	2	Bombas, misiles nucleares aire-superficie Bullpup o Walleye o cargas nucleares de profundidad de p. var. 100-1000 kt.	
200	F-14 (base-transport.)	2		
150	A-6 (tierra/transport.)	2		
1000	F-4 (tierra/transport.)	2		(5060)
20	F/A-18 (tierra/transport.)	2		
300	A-7 (tierra/transport.)	2		
170	F-16 (base-tierra)	2		
100	A-4 (base-tierra)	1		
ARMAS DE CAMPAÑA				
(300)	MRBM Pershing 1A	1	Ojiva de p. var., 60-400 kt.	(300)
950	SRBM Lance	1	Ojiva de p. var., 1-100 kt.	950
(1000)	Obús M-109 de 8 pulg.	1	Ojiva de p. var., <1-2 kt.	2000
(1000)	Obús M-110 de 155 mm.	1	Ojiva de p. var., <1-2 kt.	2000
300	Mina atómica de demolición	1	1 a 100 kt. (dist. p.)	300
ARMAMENTO ANTISUBMARINO				
Aeronaves antisubmarinos transportadas				
120	Viking S-3	1	Carga de profundidad de (10) kt.	120
72	Helicóptero SH-3	1	Carga de profundidad de (10) kt.	72
Navíos de superficie con misil antisubmarino Asroc				
4	Virginia CGN	(22)		
6	California CGN	(24)		
7	Truxtun CGN	(20)		
9	Belknap CG	(20)		
1	Bainbridge CGN	(24)		
1	Long Beach CGN	(24)		
10	Coontz DDG	(24)		
2	Kidd DDG	(16)		
30	Spruance DD	(24)	Misil Asroc de (1) kt.	2464
9	Leahy CG	(8)		
23	Charles F. Adams DDG	(8)		
8	Sherman DD	(8)		
4	Converted Sherman DD	(8)		
6	Brook FFG	(8)		
46	Knox FF	(8)		
11	Garcia FF	(8)		
2	Bronstein FF	(8)		

FUERZAS OFENSIVAS DE "TEATRO" DE MEDIO ALCANCE				
Misiles balísticos de alcance intermedio				
300	SS-20	3	Ojiva MIRV de 150 kt.	900
35	SS-5	1	Ojiva de (1000) kt.	35
275	SS-4	1	Ojiva de (1000) kt.	315
Misiles balísticos en submarinos de propulsión convencional				
39	SS-N-5	1	Ojiva de (1000) kt.	39
Bombarderos de alcance medio				
65	Tu-26 (*Backfire*)	1	Bomba de (1000) kt.	65
125	Tu-22 (*Blinder*)	1	Bomba de (1000) kt. o	
		1	AS-4 *Kitchen* de (350) kt.	125
250	Tu-16 (*Badger*)	1	Bomba de (1000) kt.	250
60	Tu-16 (*Badger*)	2	AS-5 *Kelt* de (350) kt.	120
Aviones de combate				
700	MiG-27 (*Flogger* D/J)	1	Bomba de (1000) kt.	700
650	Su-17/20 (*Fitter* C/D/H)	1	Bomba de (1000) kt.	650
400	Su-19/24 (*Fencer*)	1	Bomba de (1000) kt.	400
ARTILLERIA				
pocos	Obús de 203 mm.	1	Ojiva de (15) kt.	(20)
pocos	Mortero de 240 mm.	1	Ojiva de (15) kt.	(20)
(480)	FROG (cohete libre sobre terreno)	1	Ojiva de (15) kt.	(480)
pocos	SRBM SS-21	1	Ojiva de (15) kt.	(20)
(400)	SRBM SS-1 *Scud*	1	Ojiva de (15) kt.	(400)
65	MRBM SS-12 *Scaleboard*	1	Ojiva de (1000) kt.	65
(5)	MRBM SS-22	1	Ojiva de (1000) kt.	(5)
ARMAMENTO CONTRA BUQUES				
Aviones antinavío base-tierra				
35	Tu 26 (*Backfire*)	1	Bomba de (1000) kt.	35
35	Tu 26 (*Backfire*)	1	AS-4 *Kitchen* de (350) kt.	35
(40)	Tu 16 (*Badger*)	1	AS-6 *Kingfish* de (200) kt.	40
Navíos de superficie				
2	Kiev CG	(16)	SS-N-12 de (350) kt.	(32)
1	Kirov CG	20	SS-N-19 de (350) kt.	(20)
4	*Kresta* 1	4	SS-N-3b de (350) kt.	(16)
4	*Kynda*	8	SS-N-3b de (350) kt.	(32)
21	Nanuchka	6	SS-N-9 de (200) kt.	(126)
1	Sarancha	4	SS-N-9 de (200) kt.	(4)
Submarinos				
1	*Oscar*	24	SS-N-12 de (350) kt.	(24)
1	*Papa*	10	SS-N-7 de (220) kt.	10
16	*Charlie*	8	SS-N-7 de (200) kt.	128
5	*Echo* 2	8	SS-N-12 de (350) kt.	40
24	*Echo* 2	8	SS-N-3a de (350) kt.	192
16	*Juliet*	4	SS-N-3a de (350) kt.	64
4	*Whiskey-Long Bin*	3	SS-N-3 de (350) kt.	12
2	*W-Twin Cylinder*	2	SS-N-3 de (350) kt.	4

reserva, ni las ojivas nucleares en depósitos. Aviones, obuses y algunos misiles de lanzamiento desde navíos tienen "capacidad dual": pueden llevar ojivas nucleares o convencionales. "kt." significa kilotones (medida de potencia explosiva); "pot. var.", potencia variable; "dif. pot.", diferentes potencias.



3. CALCULO DE LA VULNERABILIDAD de las fuerzas estratégicas nucleares a un "primer ataque". Por muchas razones, no puede pronosticarse con plena seguridad el éxito de un ataque semejante. En este cuadro se da por supuesta la destrucción de los bombarderos en tierra y de los submarinos surtos en sus bases, así como la de la mayoría –aunque no la totalidad– de los misiles balísticos intercontinentales (ICBM) en silos subterráneos resistentes a las explosiones. Las columnas de la izquierda muestran los actuales niveles de fuerzas de ambas partes, en términos de cantidad de ojivas. Las columnas del centro recogen los resultados de un posible primer ataque, en el que Estados Unidos lanzase todos sus ICBM y algunos de sus misiles instalados en submarinos (SLBM), enviando dos ojivas contra cada uno de los objetivos nucleares en la Unión Soviética. Las columnas de la derecha adelantan los resultados de un eventual primer ataque, en el que la Unión Soviética lanzase algunos de sus ICBM para enviar dos ojivas contra cada objetivo nuclear en Estados Unidos. Aunque las fuerzas estratégicas de la Unión Soviética son más vulnerables que las de Estados Unidos, ninguna de ambas partes es plenamente vulnerable a un ataque que tenga por objetivo desarmar a la otra. Incluso tras un ataque preventivo, cada una de ellas podría lanzar un contraataque que causaría millones de bajas. El cuadro no contempla la posibilidad de que cada una de las partes active sus propios misiles antes de la llegada de la fuerza atacante.

prende 135 grandes plantas de montaje dedicadas a la fabricación de armas como producto final. Más de 3500 fábricas e instalaciones con ellas relacionadas trabajan en actividades subsidiarias de esas plantas de montaje final."

La publicación incluye un mapa que muestra la producción de material militar en 14 regiones de la Unión Soviética. En diversos cuadros se ofrece el rendimiento anual de cada tipo de sistemas de armamentos, armas pequeñas incluidas. Tan detallada información se ha elaborado a pesar del absoluto secreto de la Unión Soviética sobre su producción militar.

Se conocen las instalaciones para la fabricación de armas nucleares por lo menos tan bien como las de armas convencionales. Las ojivas nucleares se fabrican y se ensamblan en sólo un puñado de plantas, que ya fueron identificadas en los años cincuenta, poco después de que fueran construidas y años antes de la introducción de los satélites de reconocimiento. El cierre de esas instalaciones podría ser controlado con gran precisión desde satélites, y reemplazarlas secretamente sería tan difícil como lo fue mantener oculta al principio su construcción.

El despliegue de armas nucleares se ve precedido por un largo y conocido proceso de preparación. Este comienza con la producción de material de fisión, en reactores especiales y muy visibles para la obtención de plutonio y en plantas de enriquecimiento de uranio. El material de fisión se acarrea hasta las fábricas donde se trabajan y montan las diferentes piezas de las ojivas de misiles y de las bombas de caída libre. Estas piezas pasan luego a otras fábricas, donde se las instala en la cabeza de los misiles o en las bombas. Se procede al despliegue de los misiles y de las bombas nucleares, o a su almacenamiento. Todas estas actividades se llevan a cabo en plantas y a través de vías de comunicación identificadas por los procedimientos y equipos especiales que requieren la seguridad y el manejo de materiales armamentistas nucleares. Las nuevas instalaciones de fabricación que pudieran crearse y sus rutas de transporte entran en el ámbito de vigilancia rutinaria de los satélites, del mismo modo que se han seguido las ya existentes.

La observación por satélite puede completarse con diversas medidas de comprobación sobre el lugar que no supongan intrusionismo; éstas pueden adoptar la forma de inspecciones im-

previstas y no anunciadas o la de "cajas negras" seguras, equipadas con instrumentos sensoriales, vigiladas constantemente e instaladas en fábricas cerradas o controladas. La Unión Soviética, que en otros tiempos tantas reservas ponía a la comprobación "in situ", da muestras últimamente de una mayor flexibilidad a este respecto en la negociación de una completa prohibición de las pruebas nucleares.

A fin de cuentas, hay muy poco que ganar y sí mucho que perder en toda tentativa clandestina de violar un acuerdo que prohíba la fabricación. En opinión de la mayoría de las gentes, el único valor que las armas nucleares tienen es su carácter disuasorio de la guerra; para que desempeñen debidamente este papel ha de conocerse la existencia de los arsenales nucleares y deben desplegarse de forma tal que parezca que se puede hacer un día uso de ellas. Las armas nucleares fabricadas "en secreto" y almacenadas en depósitos o en galerías subterráneasе no contribuyen de ningún modo a la disuasión. Aún más, el número de armas que pueden fabricarse clandestinamente es muy pequeño (apenas unas decenas o algunos centenares), con respecto al tamaño de los arsenales actuales (de 20.000 a 30.000 ojivas, incluyendo las almacenadas y no desplegadas). Así pues, resulta altamente improbable que ninguna de ambas partes asuma el riesgo de tratar de construir en secreto un sistema de fabricación de armas nucleares.

La mayoría de estos argumentos defienden la tesis de que la congelación bilateral debería extenderse a los sistemas nucleares de distribución de alcance intermedio y de teatro. Al igual que los grandes sistemas estratégicos, los sistemas más reducidos de armas nucleares exigen una especial seguridad, habilidad y procedimientos de dirección y control. Estas actividades, que denuncian la presencia de armas nucleares, han permitido a cada una de ambas partes seguir con relativa facilidad la evolución, desde la segunda guerra mundial, del arsenal de armas tácticas nucleares de la otra.

Más importante todavía mientras continúen fabricándose nuevas ojivas MIRV, seguirá en función toda la cadena de producción de armas nucleares. Un alto en la fabricación de ojivas que sólo fuese parcial resultaría muy difícil, si no imposible, de comprobar, mientras que sería relativamente fácil controlarlo si fuese total. Por tanto, si se detuviese toda la producción –de modo especial la de ojivas nucleares– se daría mayor credibilidad a la comprobación de la moratoria que si ésta se viese limitada a las actividades de realización de pruebas y despliegues.

Poner en práctica una congelación que incluyese estrictamente la fabricación y las pruebas podría conducir, en el transcurso de sólo algunos años, a una disminución de la credibilidad y el buen estado de los armamentos nucleares existentes. Un desarme semejante, fortuito y un poco improvisado, es tal vez el único camino que tiene el mundo para verse libre de las armas nucleares, como observó George B. Kristiakowsky, asesor científico del presidente Eisenhower. Pero quizá debiera definirse e instrumentarse una congelación para conjurar una disminución automática de los arsenales nucleares. Los responsables políticos pondrán objeciones a una situación en la que la decisión de qué reducir y cómo hacerlo se habría tomado en virtud de consideraciones puramente técnicas, que pueden no pesar igual para ambas partes. Lo que es más: aun cuando la reducida confianza en el arsenal nuclear pueda hacer disminuir la probabilidad de una guerra, y muestre las armas nucleares como menos importantes para la seguridad, lo incierto de esta apreciación no lleva a la mayoría de la gente a sentirse más segura, sino menos. De ahí que se imponga definir una moratoria que permita el mantenimiento de las fuerzas nucleares existentes hasta que pueda llegarse a un acuerdo de reducción, tras el obligado debate.

Hay diversos factores a considerar al abordar el envejecimiento de las armas nucleares. Por ejemplo, los módulos de tritio que desencadenan la reacción de fusión en los explosivos termonucleares tienen que sustituirse al cabo de muy pocos años. Ello implica que la congelación debería permitir que sigan operando instalaciones de montaje de piezas del componente de tritio y el funcionamiento, tal vez, de un reactor nuclear para su obtención. Se necesitarían medidas especiales de seguridad para vigilar que el reactor no genere plutonio destinado a nuevas ojivas.

Entre los diversos sistemas de distribución, es en los submarinos donde más claramente se aprecia la corta vida de servicio, que se calcula en unos treinta años. En el "Llamamiento", los submarinos quedan específicamente excluidos de la congelación. Esto permitiría su sustitución; ahora bien, como necesitan de los misiles ya existentes más que de la instalación de otros nuevos, no aumentaría la amenaza en términos cuantitativos ni de técnica.

En principio, aviones y misiles tienen una vida más breve que los submarinos. En la práctica, tanto los aviones como misiles pueden mantenerse indefinidamente en buenas condiciones de operatividad, con el simple recambio de piezas en su mantenimiento periódico y en sus principales revisiones. Se espera que los B-52G y los B-52H, los últimos aparatos de la serie B-52 entregados a la Fuerza Aérea norteamericana en los años 1960-1962, permanezcan en servicio durante la década de los noventa, e incluso hasta el próximo siglo. Con nuevos motores, con la última instrumentación electrónica y con la mejora y el reforzamiento de los principales elementos de su estructura, los aparatos se convierten en objetos físicamente diferentes de los originariamente entregados. La vida útil de los aviones se ve limitada sólo por la disponibilidad de piezas de repuesto. Aunque pueden terminarse algunas piezas de viejos modelos B-52 actualmente fuera de servicio y a cuya canibalización se procede, también podrían abrirse nuevas líneas de producción.

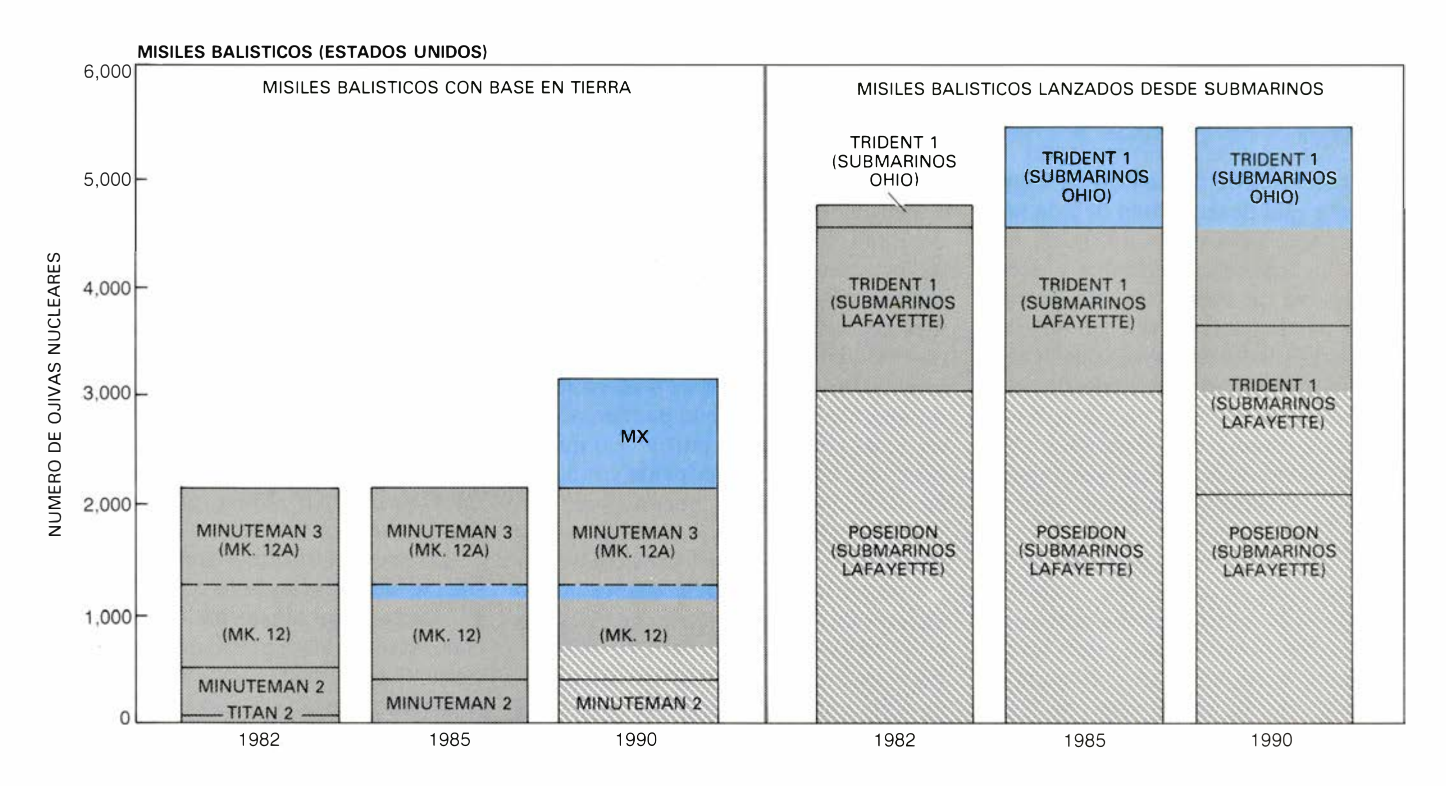
Los propios misiles instalados en sus silos se van deteriorando con el tiempo. El combustible almacenado puede ser corrosivo y es susceptible de descomponerse. Los giroscopios y los sistemas electrónicos están en constante funcionamiento. Sin embargo, reemplazando las piezas desgastadas, los misiles durarían también largos años.

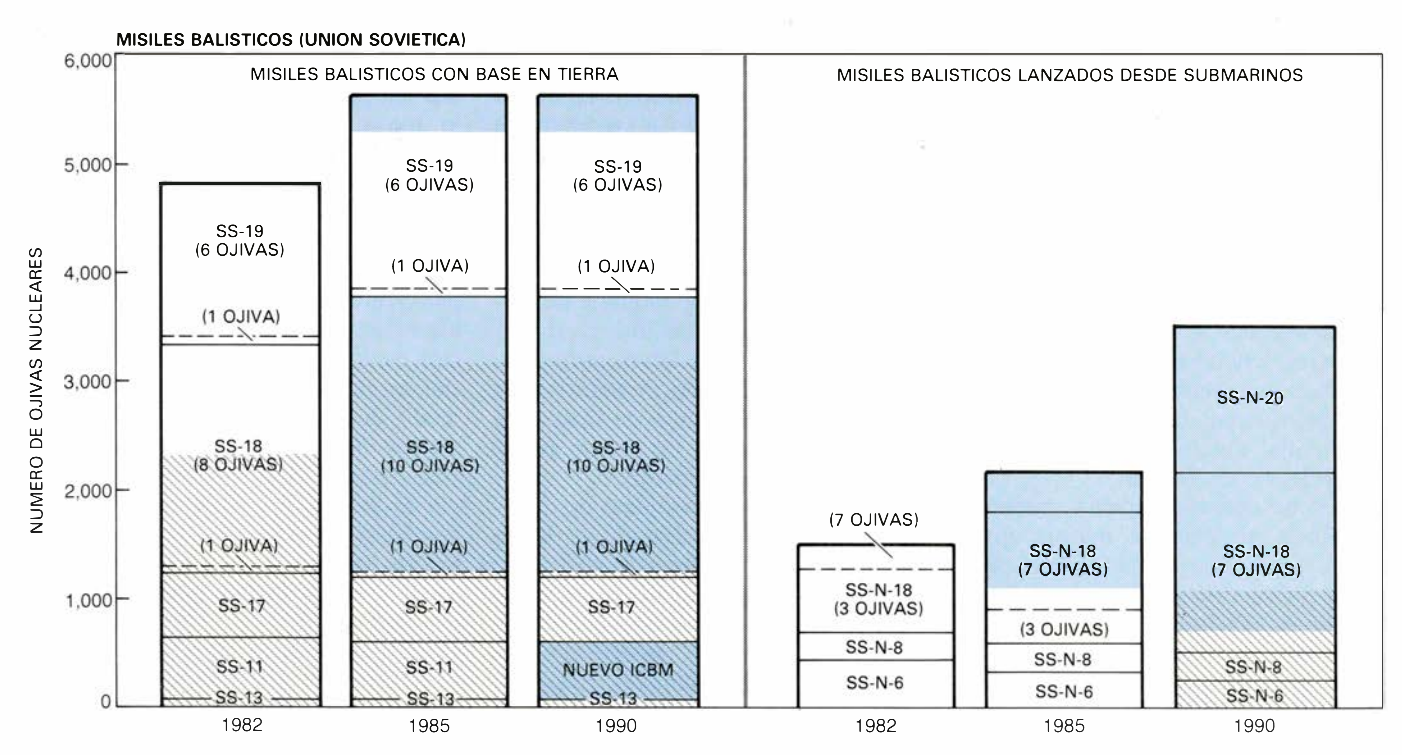
Las armas nucleares tácticas ofrecen un panorama muy semejante, por lo que se refiere a su mantenimiento, excepto en el caso de los aviones de ataque y cazas supersónicos, que sufren un desgaste muy elevado debido a la fuerte tensión; se sustituyen cada año en una proporción de alrededor del 10 por ciento del total. A la hora de establecer una congelación nuclear, la aviación táctica presenta un problema especial al existir sistemas de "capacidad dual", dirigidos a emplear tanto municionamiento convencional como nuclear. En el "Llamamiento" se contempla la posibilidad de que se permita continuar su fabricación, pero solamente con capacidad convencional. Comprobar tal limitación podría requerir inspecciones "in situ". Una solución alternativa podría ser dejar proseguir la producción de sistemas de capacidad dual para reemplazar las dotaciones existentes uno por uno. La dificultad estriba en que hoy en día no se acepta

con carácter de generalidad la cuantificación de tales armas. Una última posibilidad sería excluir esos vehículos de la congelación y dejar sólo el control para las ojivas nucleares que puedan transportar. Para que esto resultara efectivo, sería preciso, no solamente detener la producción de ojivas nucleares, sino también llevar a cabo un recuento total de las ojivas existentes y del material de fisión almacenado.

Se ha objetado que, si se congelan los sistemas ofensivos nucleares, las armas de este tipo se irán haciendo cada vez más vulnerables a las defensas y medidas de respuesta, también cada vez más perfectas, del adversario. La competición estratégica entre Estados Unidos y la Unión Soviética se sitúa, no obstante, en términos de ataque, no tanto contra la defensa contraria, como contra su capacidad de ataque. La tecnología de los ICBM no precisa de más avances para hacer efectiva la penetración de las defensas, en tanto se mantenga vigente el Tratado ABM de prohibición de sistemas de misiles antibalísticos. (La administración Reagan parece estar contemplando la denuncia del tratado, a fin de proporcionar una defensa ABM a sus silos de misiles MX.)

En el caso de los submarinos estraté-

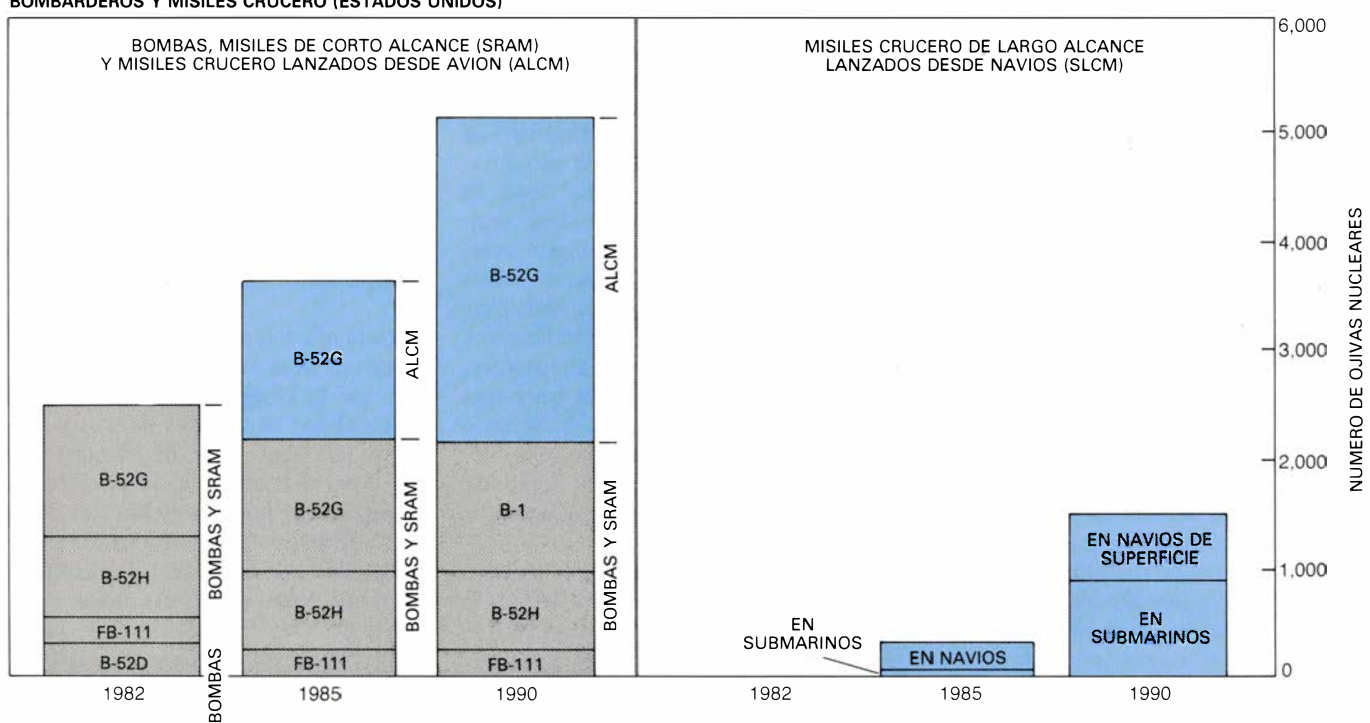


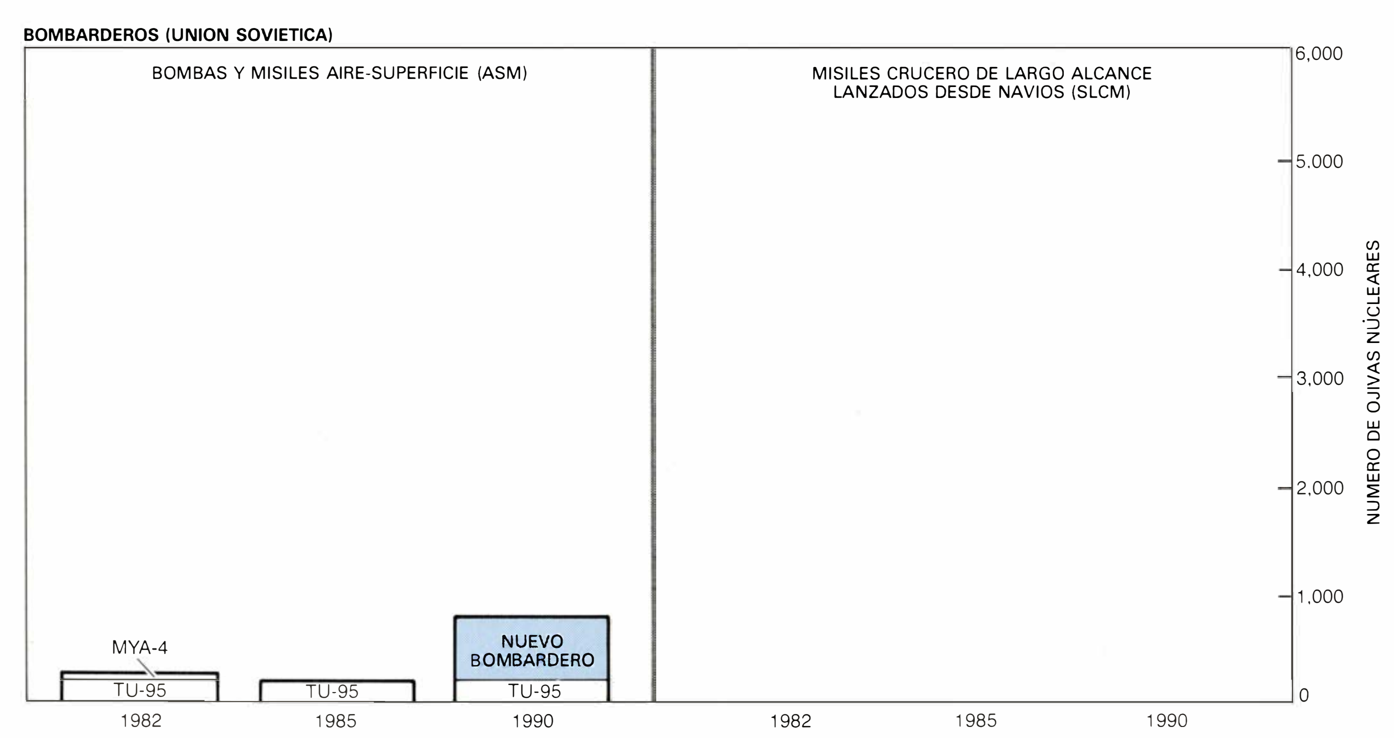


4. AMPLIACION DEL DESPLIEGUE de las ojivas estratégicas; está ya planificado por parte de Estados Unidos (*arriba*) y Rusia (*abajo*) para la próxima década. Estados Unidos, se prevé, desplegará varios miles de misiles estratégicos crucero en aviones, navíos de superficie y submarinos, así como 1000 ojivas más en los misiles MX instalados en tierra; se supone también que reemplace la mayoría de los misiles Poseidón, instalados en submarinos, por los nuevos misiles Trident 1. La Unión Soviética, que aún no ha desarrollado los misiles estratégicos crucero, se aprestará a mejorar la precisión de sus

gicos, la Unión Soviética aún no ha dado comienzo a ningún programa susceptible de suponer tanta amenaza para los submarinos norteamericanos como las fuerzas antisubmarinas estadounidenses suponen para los submarinos estratégicos soviéticos. Aprovechando sus ventajas estratégicas, Estados Unidos ha puesto en pie una vasta red de sonar antisubmarino en aguas de países amigos en el Atlántico Norte y en el Pacífico Norte y la flota norteamericana de 80 submarinos "hunter-killer" ("caza-asesinos") –que pronto serán 90–, que, con la ayuda de varios centenares de aviones patrulleros marítimos P-3C (más la de otros semejantes japoneses y británicos), mantiene bajo observación a todos los submarinos estratégicos que se aventuren a salir fuera de sus propias aguas. Aparte de Cuba, la Unión Soviética carece de acceso a tierra firme próxima a las bases de submarinos estratégicos norteamericanos, desde donde se puedan apoyar operaciones antisubmarinas comparables. En el caso de que la Unión Soviética emprendiese la construcción de una red de sonar semejante a la occidental y procediese a una expansión de su flota submarina "caza-asesinos" y de su aviación antisubmarina, tal empeño le costaría veinte años y sería fácilmente detectable.







misiles SS-18 y SS-19 instalados en tierra, reemplazar el misil SS-18 de ocho ojivas por una versión de diez ojivas, desplegar un ICBM más preciso, de una sola ojiva, en el lugar del SS-11, y dotar a sus submarinos con los SS-N-18 de siete ojivas y con los nuevos SS-N-20 de diez ojivas. Bajo las condiciones de la propuesta START de la administración Reagan, estarían permitidos todos los programas estratégicos norteamericanos previstos. La Unión Soviética proseguiría algunos nuevos programas, pero más de la mitad de los misiles SS-18 y SS-19, que se están ahora revalorizando, habrían de desmantelarse.

En la competición tecnológica entre aviones bombarderos y defensa antiaérea existe una interacción de cierta importancia entre ofensiva y defensiva. Es probable que sigan produciéndose notables avances técnicos en el equipamiento convencional, aún en el caso de que se llegase a una moratoria nuclear. Los bombarderos representan un suplemento, aunque no absolutamente indispensable, para los misiles estratégicos, al aportar una cierta inseguridad y obligar al adversario a hacer planes y elaborar presupuestos para defenderse contra ellos, incluso no necesitando una gran capacidad de penetración. El B-52 norteamericano y los mucho menos eficaces Tu-95 y Mya-4 soviéticos han constituido siempre un elemento de inseguridad en el cálculo estratégico y seguirán constituyéndolo, sin perjuicio de los avances que se produzcan en la defensa antiaérea.

Los avances tecnológicos en los sistemas de misiles antibalísticos, antisubmarinos y de defensa antiaérea que se anuncian como previsibles para los años que quedan de siglo no rebajarán la capacidad devastadora de las fuerzas ofensivas estratégicas nucleares que poseen ambas partes. De hecho, la mayoría de los avances tecnológicos proyectados para las fuerzas ofensivas no se dirigen a compensar las mejoras defensivas. Solamente buscan el incremento del poder ofensivo en radio de acción, precisión y volumen.

El nuevo ICBM-MX de Estados Unidos constituye un caso especial. Se espera que estos misiles puedan transportar 10 ojivas con un poder de 600 kilotones cada una y una precisión de 122 metros. (Esta precisión se refiere al radio dentro del cual se espera que caigan.) Así pues, estas ojivas podrían resultar de suma eficacia contra objetivos difíciles. El despliegue de los MX no reduciría la vulnerabilidad de los ICBM norteamericanos a un ataque por parte soviética; simplemente aumentaría la vulnerabilidad de los ICBM al otro lado del polo Norte.

El camino para reducir la vulnerabilidad de los sistemas instalados en tierra consiste, naturalmente, en no otorgarles una capacidad potencial de primer golpe, que no haga sino aumentar su carácter prioritario como objetivos a batir. Lo más juicioso sería eliminarlos. Si Estados Unidos adoptase esta medida tan fácil, podría privar a la Unión Soviética de su pretendida ventaja en capacidad de respuesta y dejar sin valor las últimas grandes inversiones en ICBM equipados con MIRV.

Aunque tanto Estados Unidos como la Unión Soviética tienen capacidad suficiente para destruir varias veces la población de la otra, ninguna de ellas posee la de amenazar con poder detener un ataque contra fuerzas por parte de la otra. La congelación propuesta aseguraría el mantenimiento de la paridad a la que la carrera les ha llevado.

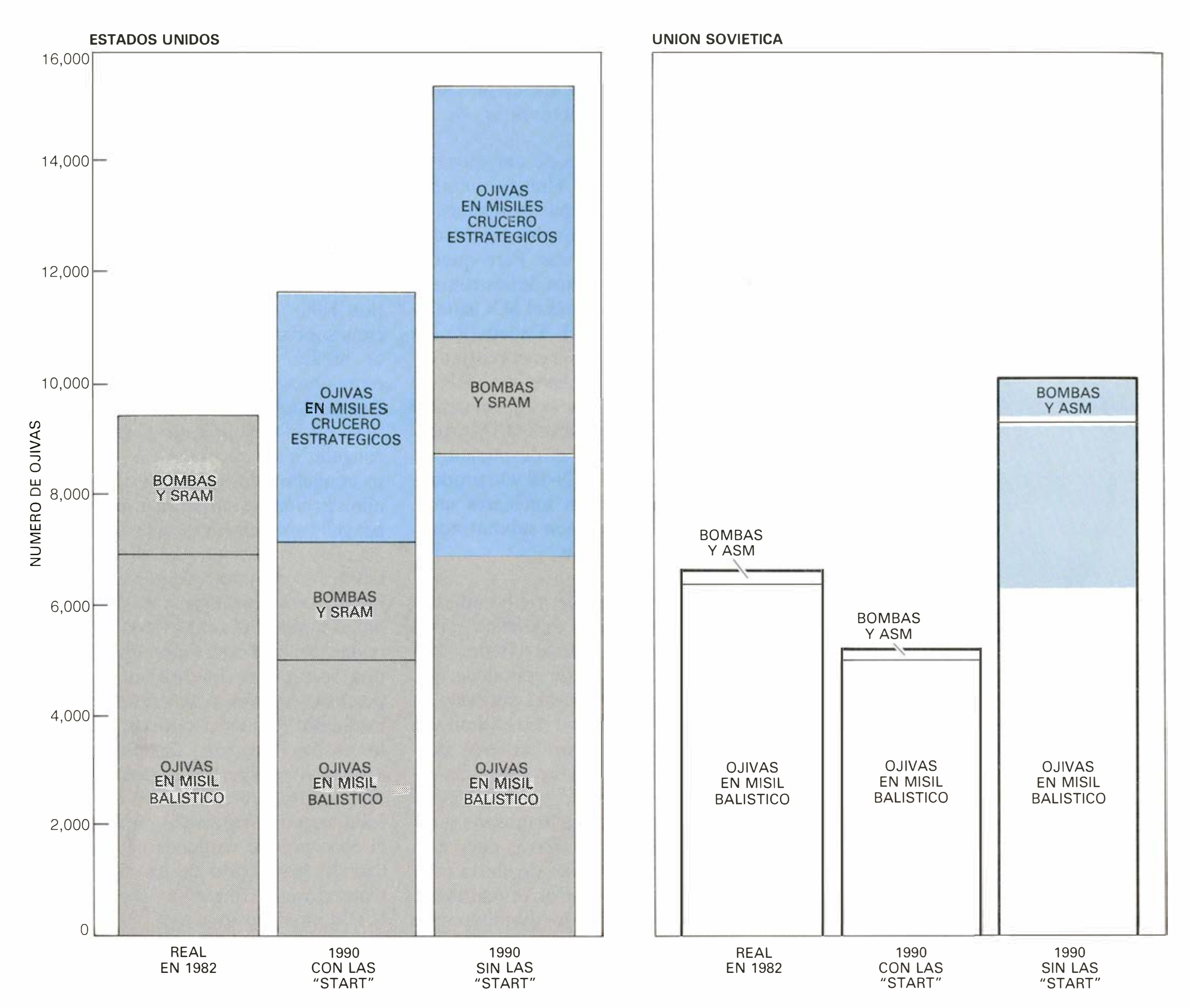
Con una moratoria, Estados Unidos conservaría el lugar preponderante que está bien claro que ostenta en el campo de las armas nucleares tácticas de corto alcance. Dado que apenas pueden causar daño a la población civil y a las tropas amigas (el "daño colateral", en la jerga militar), se afirma que las armas nucleares tácticas de corto alcance van a aumentar la credibilidad de una amenaza de escalada "controlada" desde la guerra convencional. Semejante ventaja "dudosa" no sufriría ningún cambio si Estados Unidos dejase de fabricar nuevos obuses nucleares "misilizados" de 8 pulgadas y de 155 milímetros y de un alcance de 30 a 50 kilómetros, así como nuevas ojivas para toda una panoplia de armas tácticas. Si se produjese tal congelación, la Unión Soviética detendría también la fabricación de los nuevos SS-21, SS-22 y SS-23 con capacidad nuclear.

En el campo de las armas de alcance intermedio, la congelación impediría que Estados Unidos desplegase en Europa los nuevos misiles balísticos Pershing 2 –los primeros misiles balísticos con teleconducción terminal– y la primera generación de los misiles crucero lanzados desde tierra, los GLCM. El despliegue de estos nuevos armamentos se ha justificado por la necesidad de compensar las 900 ojivas que se calculan para los nuevos misiles soviéticos SS-20 de alcance intermedio. Los SS-20 se ven ya compensados por un número semejante de cabezas nucleares dirigidas hacia la Unión Soviética: 64 en submarinos británicos, 98 en misiles franceses, en submarinos o instalados en tierra, 640 en cuatro submarinos estratégicos americanos de la clase Poseidón, asignados a la Organización para el Tratado del Atlántico Norte (OTAN), y 75 más en misiles chinos instalados en tierra.

Realmente, los nuevos SS-20 suponen una disminución del riesgo para la Europa Occidental, en comparación con los SS-4 y los SS-5, a los que están reemplazando. Los viejos misiles transportaban ojivas más pesadas, de 1000 kilotones, en comparación con las de 150 kilotones de los SS-20. Los SS-4, que constituyeron el 80 por ciento de la fuerza original, son misiles de superficie sin combustible líquido almacenable y sólo estaban a la espera de un ataque preventivo. Así pues, la Unión Soviética ha reemplazado la desestabilizadora fuerza de "primer golpe", a cuyo uso debería acudirse en primer lugar –caso de no haber sido destruida– por una fuerza menos vulnerable, que se puede tener más en retaguardia y lanzar adelante en caso de amenaza de ataque. La mayor precisión de los SS-20 les confiere una más alta "probabilidad asesina" contra los escasos objetivos difíciles de la Europa Occidental (depósitos de almacenamiento de armas nucleares y centros de dirección y control). Su capacidad es suficiente, sin embargo, para suponer una amenaza creíble de un posible ataque por parte de una fuerza de respuesta "controlada", que podría matar a millones de personas en el escenario tan densamente poblado de la Europa Occidental.

Por lo que hace referencia a las armas estratégicas intercontinentales, se dice que la Unión Soviética cuenta en la actualidad con ICBM de una potencia sin par frente a los de Estados Unidos. Esto se afirma, de modo especial, respecto a la nueva versión del SS-18 de 10 ojivas y a la versión perfeccionada del SS-19 de 6 ojivas. Se calcula que tanto uno como otro transportan ojivas de un peso de 550 kilotones y que su precisión se sitúa en torno a los 240-270 metros, con una capacidad de destrucción frente a los silos de ICBM norteamericanos de algo más del 60 por ciento. Está probado, no obstante, que los mecanismos que aseguran tan alta precisión no se hallan instalados todavía en la mayoría de los misiles, pero lo estarán en los 308 SS-18, a lo largo de este año, y se incorporarán en los 60 nuevos SS-19 y 300 SS-19 que habrá entre 1984 y 1985.

Al propio tiempo, las ojivas norteamericanas Mark 12A, últimamente instaladas en los Minutemen 3, tienen una capacidad de destrucción teóricamente semejante, de alrededor del 60 por ciento, contra los más resistentes silos de la Unión Soviética. El Mark 12A posee una potencia de 335 kilotones y una precisión de 113 metros. En ambas partes, la probabilidd de destrucción estimada depende de la resistencia de los silos de ICBM del adversario. No se conoce con precisión la capacidad de resistencia de los silos norteamericanos y mucho menos aún la de los rusos, pero se calcula que los silos pueden resistir un impacto de 140 kilogramos por centímetro cuadrado. Los planes prevén el despliegue de 300 Minutemen 3



5. EFECTOS DE LA PROPUESTA START de la administración Reagan sobre las ojivas estratégicas desplegadas por Estados Unidos (*izquierda*) y la Unión Soviética (*derecha*). La propuesta limitaría a 5000 ojivas en los misiles balísticos, de ambos países, pero no limitaría las ojivas en los bombarderos y en los misiles crucero. La propuesta de congelación mantendría a Estados Unidos y a la Unión Soviética en sus actuales niveles de poder nuclear.

con 900 ojivas Mark 12A para finales de 1982, lo que es suficiente para enviar una ojiva contra cada uno de los 818 posibles silos MIRV de la Unión Soviética, o dos ojivas contra los 658 silos que, se cree, albergan misiles MIRV. Dado que esos 658 misiles transportan casi las tres cuartas partes de las ojivas estratégicas de la Unión Soviética, un hipotético primer ataque por parte de Estados Unidos contra ellos a finales de 1982 sería más devastador que un primer ataque de la Unión Soviética contra los ICBM norteamericanos.

Además, unos 600 Minutemen 3 perfeccionados, con 1800 ojivas Mark 12A (suficientes para colocar dos de cada una de éstas en cada silo susceptible de albergar MIRV), podrían ser desplegados a mediados de la presente década, es decir, cuando se cree que la Unión Soviética contará con ojivas que supongan una respetable potencia contra fuerzas. No hay ningún plan para desplegar los 600 Minutemen 3 perfeccionados, tal vez porque estos misiles harán que no sea militarmente necesario el nuevo ICBM MX, con su aún mayor poder de destrucción frente a los silos. Si Estados Unidos, bajo las condiciones de congelación, renunciase a instalar los MX y los adicionales 300 Minutemen 3 perfeccionados, el país seguiría contando con la seguridad que le proporcionan sus enormes e invulnerables fuerzas submarinas. Por su parte, la Unión Soviética tendría que interrumpir el despliegue de sus SS-18 en su versión de diez ojivas y los aún más precisos SS-19 de seis ojivas, amén de renunciar a la fabricación del nuevo ICBM de una sola ojiva, todavía en fase de desarrollo.

Aunque la Unión Soviética cuenta con 62 submarinos estratégicos que transportan 950 SLBM (más o menos, el doble que Estados Unidos), solamente mantiene en alta mar nueve o diez submarinos, con unas 225 ojivas, en situación de poder alcanzar sus objetivos; los 52 submarinos restantes permanecen en sólo dos bases, donde podrían ser destruidos con unas pocas bombas nucleares. Dada la vigilancia y la capacidad de seguimiento de Estados Unidos y de sus aliados, el número de submarinos que la Unión Soviética mantiene navegando en alta mar o surtos en sus bases permite un permanente control, que haría vulnerables a la mayoría de ellos, si no a todos, en caso de un ataque preventivo. Por contra, 16 de los 32 submarinos norteamericanos de las clases *Lafayette* y *Ohio*, con 2400 ojivas, navegan constantemente. Por lo que se sabe, ningún submarino estraté-

gico norteamericano operando en condiciones normales ha sido jamás detectado ni seguido por las mucho más limitadas fuerzas antisubmarinas de la Unión Soviética.

Bajo las condiciones de una moratoria bilateral, Estados Unidos mantendría su ventaja en armas instaladas en submarinos, por su invulnerabilidad a un ataque contra fuerzas. Pero quedarían a un lado los planes de instrumentalizar una contrapartida al MX instalada en submarinos: el Trident 2. La Unión Soviética detendría el rearme de sus submarinos estratégicos con SS-N-18 de siete MIRV, así como la producción del nuevo SS-N-20 de diez MIRV. Además, se suspenderían el despliegue de los misiles crucero SS-N-19 y la producción de nuevas armas nucleares antisubmarinas instaladas en submarinos y en navíos de superficie.

En la medida en que los bombarderos tienen peso específico en la balanza nuclear, Estados Unidos está en una evidente posición ventajosa. Sus 330 B-52 y sus 60 FB-111 superan en cantidad y en capacidad de resultados a los 154 anticuados bombarderos desplegados por la Unión Soviética. En caso de un primer ataque por parte de Estados Unidos, la fuerza bombardera rusa sería destruida en tierra, pues ésta no permanece en estado de alerta para una rápida reacción. Por el contrario, una tercera parte de los bombarderos estadounidenses permanecen constantemente en una alerta de ocho minutos. Además, la totalidad de la fuerza está a punto de ser dotada de una quinta generación de instrumentos electrónicos de obstrucción y de penetración. La congelación ahorraría a Estados Unidos las enormes inversiones previstas para la fabricación del bombardero B-1 y para llevar adelante el proyecto de su sucesor, el Stealth. Por su parte, la Unión Soviética suspendería la fabricación y el despliegue del bombardero de alcance intermedio Tu-26 "Backfire" y el proyecto de un nuevo bombardero intercontinental.

Aunque los ICBM norteamericanos instalados en tierra sean o puedan ser más vulnerables que los de la Unión Soviética a un ataque preventivo –cosa discutible–, esto se vería paliado por la invulnerabilidad de los bombarderos y submarinos. Del lado soviético, la gran vulnerabilidad de sus bombarderos estratégicos y fuerzas submarinas se ve contrarrestada por el tamaño de su fuerza de ICBM. Sin una congelación bilateral, este equilibrio relativamente estable se vería afectado por los programas armamentistas previstos para los próximos diez años.

Al constituir un enfoque innovador del control de armamentos, la moratoria difiere en algunos aspectos de capital importancia de la posición defendida por la administración Reagan y expresada en sus propuestas en las conversaciones sobre reducción de armas estratégicas ("Strategic Arms Reduction Talks", START) y en las negociaciones sobre fuerzas nucleares de alcance medio ("Intermediate-Range Nuclear Forces", INF). La administración Reagan ha definido poco acertadamente su posición: "primero reducir, luego congelar"; lo conveniente sería "primero congelar, después reducir". La administración estadounidense propone congelar sólo en cifras, y no en tecnología ni en producción. Su oferta START limitaría las ojivas estratégicas norteamericanas y soviéticas a un nivel situado en torno a un tercio de las cifras actuales. En esta restricción numérica cabría reemplazar los misiles existentes por otros nuevos y más potentes. Así, los SLBM Trident 2 podrían sustituir a los misiles Poseidón y Trident 1 instalados en submarinos y los nuevos ICBM MX podrían reemplazar a los misiles Minutemen 3 instalados en tierra, con el consiguiente aumento de la capacidad de destrucción de los misiles norteamericanos frente a los silos de ICBM en suelo soviético.

Las armas norteamericanas cuya fabricación habría de realizarse durante la década de los 80 han sido equivocadamente calificadas de "piezas de regateo". Esto significa que hay alguna concesión, en virtud de la cual las armas serían retiradas. La administración Reagan ha ofrecido en las conversaciones INF no desplegar los misiles balísticos Pershing 2 ni los misiles crucero instalados en suelo europeo, si la Unión Soviética desmantela sus SS-20, incluidos tanto los que apuntan hacia China como los que apuntan hacia Europa. Pero la administración Reagan no ha introducido en la agenda de las conversaciones START e INF ni el MX, ni el Trident 2, ni el bombardero B-1, ni los misiles crucero transportados por submarinos o por aviones, ni los muchos miles de nuevas armas nucleares tácticas. La propuesta de congelación prohibiría la fabricación de todos esos nuevos sistemas de armamentos y su contrapartida en la Unión Soviética.

La administración Reagan se presenta a sí misma como defensora "no de una mera congelación, sino de algo más: reducciones". Pero, llevando a ca-

bo un cómputo total, se observa que, incluso en la categoría de armas estratégicas intercontinentales, por lo que aquélla aboga es por un incremento neto del número de armas nucleares, al menos de parte estadounidense. La propuesta START reduciría las ojivas de los misiles balísticos de cada lado en unas 2500, pero no pondría límites a los misiles estratégicos crucero. Estados Unidos tiene previsto desplegar a lo largo de esta década unos 3000 misiles crucero instalados en aviones B-52 –pasando de los B-52G a los nuevos B-1 el arsenal que aquellos transportan– y más de 1000 misiles estratégicos crucero Tomahawk instalados en submarinos y navíos de superficie. En consecuencia, la propuesta START daría como resultado un aumento neto de al menos 1500 ojivas en el arsenal estratégico norteamericano. Dado que la Unión Soviética no ha fabricado pequeños misiles crucero de largo alcance susceptibles de desplegarse en grandes cantidades, el resultado de la propuesta START es una invitación a la Unión Soviética a reducir su arsenal mientras Estados Unidos potencia el suyo propio.

Con las propuestas de la administración Reagan, la carrera tecnológica armamentista proseguiría indefinidamente. Estados Unidos y la Unión Soviética desarrollarían una poderosa industria de armamentos nucleares y seguirían llevando a cabo pruebas de nuevas ojivas y misiles y propiciando el progreso de muchas tecnologías, nuevas y viejas, asociadas a los sistemas de armamentos nucleares. Con la propuesta de moratoria, se cerraría parte de la industria militar y no habría futuras generaciones de armas nucleares.

La moratoria no eliminaría la capacidad que tanto Estados Unidos como la Unión Soviética tienen de provocar una catástrofe nuclear. Cien armas nucleares de cada lado –el 0,5 por ciento del poder actual de sus arsenales– bastarían para devastar Estados Unidos y la Unión Soviética, sobrepasando cualquier otra experiencia histórica y tal vez yugulando su capacidad de recuperación como sociedades industriales. Para terminar con el peligro de una guerra nuclear, las naciones no tienen que limitarse a congelar sus armas nucleares, sino que habrán de abolirlas. La congelación representa un paso modesto, pero significativo, hacia su abolición. Pondría fin a la carrera tecnológica armamentista y concluiría totalmente con esta forma despilfarradora y peligrosa de competencia entre hombres.

Explotación de especies que comparten un ecosistema

Las poblaciones de ballenas y otros animales que se alimentan del krill *austral centran el problema que plantea el aprovechamiento de un recurso biológico sin acabar con las especies explotadas*

John R. Beddington y Robert M. May

La reducción de las poblaciones de cetáceos causada por una sobreexplotación sostenida a lo largo de los años ha dado lugar a los cupos anuales de capturas establecidos por la Comisión Ballenera Internacional y a la reciente decisión de la misma de prohibir la pesca ballenera comercial, a partir de 1986. Muchas naciones empiezan ya a cosechar el *krill*, que constituye el recurso alimentario de los cetáceos misticetos sometidos a una captura excesiva. Esta medida plantea varios interrogantes sobre las intrincadas relaciones que existen entre las especies de un ecosistema y acerca de la manera en que el hombre podría gestionar mejor las pesquerías del mundo para sostener una producción que cubriera las necesidades humanas sin exterminar las especies.

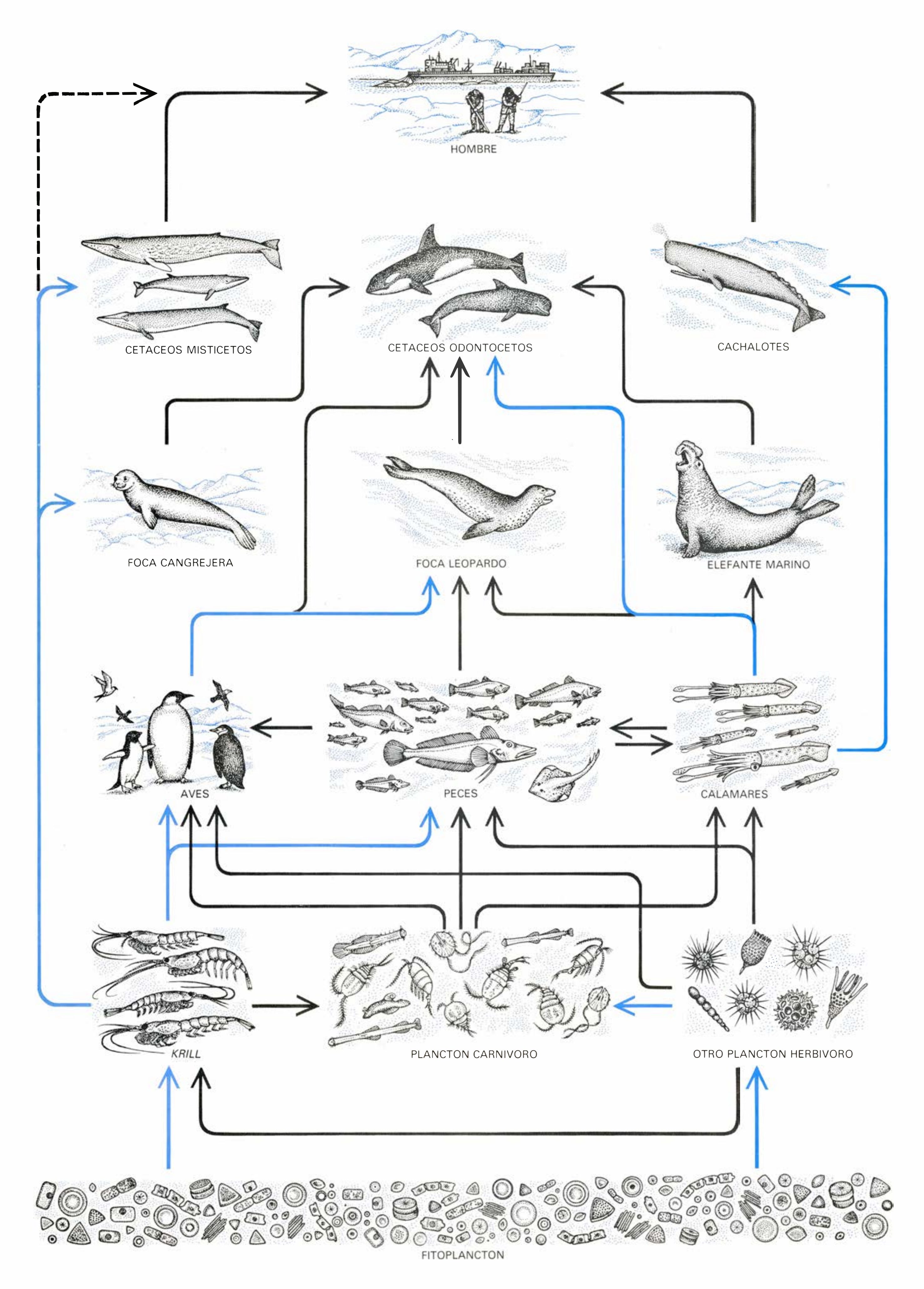
Aquí abordaremos el tema en un contexto particular: el de los animales del océano Austral, es decir, los extensos mares que rodean el continente de la Antártida. Por varias razones. Primera: la comisión que habría de llevar a la práctica los acuerdos tomados por la Convención para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos del Antártico, y suscritos por las naciones de la Comunidad Económica Europea y 14 estados más con intereses en la región, tuvo su primera reunión la primavera pasada en Australia. En segundo lugar, el ecosistema antártico es bastante simple: cetáceos, aves marinas, peces y calamares comen *krill*, nombre colectivo que se da a unos crustáceos parecidos a camarones, que a su vez se alimentan de fitoplancton. Para muchas poblaciones de éstas, disponemos de excelentes registros, relativos a un dilatado intervalo temporal y compilados por la industria ballenera o por estudios científicos. En tercer lugar, las poblaciones de mamíferos comedores de *krill* cambian de un modo bastante lento y guardan una relación, que se diría estrecha, con el número de animales adultos llegados a su madurez sexual. Todo esto contrasta con la mayoría de las demás pesquerías, donde las interacciones entre las especies pueden ser muy complicadas (por ejemplo, los adultos de determinadas especies comen larvas de otras); además, los datos son, en comparación, escasos y los procesos de reclutamiento de población adulta mediante la cría con éxito de los jóvenes no acaban de comprenderse del todo, muestran una débil relación con el número de adultos, son muy variables y es posible que dependan de los caprichos del ambiente. Finalmente, el reciente interés en la explotación del *krill* es característico de tendencias que se dan en otras pesquerías, en el sentido de que la captura procede de un nivel trófico inferior (es decir, que consiste en organismos situados más abajo en la cadena trófica) que el que se está explotando en la actualidad.

La era moderna de la pesca de cetáceos en el Antártico se inició hacia 1930, con el advenimiento del buque factoría, una fábrica autónoma que podía permanecer meses enteros en el mar, capturando y procesando cetáceos ininterrumpidamente. Hacia 1935, el temor de que las poblaciones de cetáceos del Antártico pudieran agotarse, como antes se habían agotado las septentrionales, llevó a la creación de la Convención Internacional para la Regulación de la Pesca de Cetáceos. (Otro motivo que urgió la regulación fue el del abaratamiento de su precio de mercado ante el excedente de productos derivados.) Pesca de cetáceos y regulación quedaron en suspenso durante la segunda guerra mundial. Terminada la conflagración, se reconstituyó la convención, con un nuevo nombre: Comisión Ballenera Internacional.

La finalidad que mueve a estos entes reguladores es la de gestionar la pesca de cetáceos, en el océano Austral y en todas partes, para obtener el rendimiento óptimo (lo que posteriormente se ha denominado el rendimiento sostenible máximo). La verdad es que, hasta fecha reciente, la comisión se mostró siempre poco proclive a seguir el dictamen de su comité científico; desde los primeros días, éste venía denunciando la sobreexplotación de las poblaciones y no cejaba en su empeño de provocar una regulación más estricta.

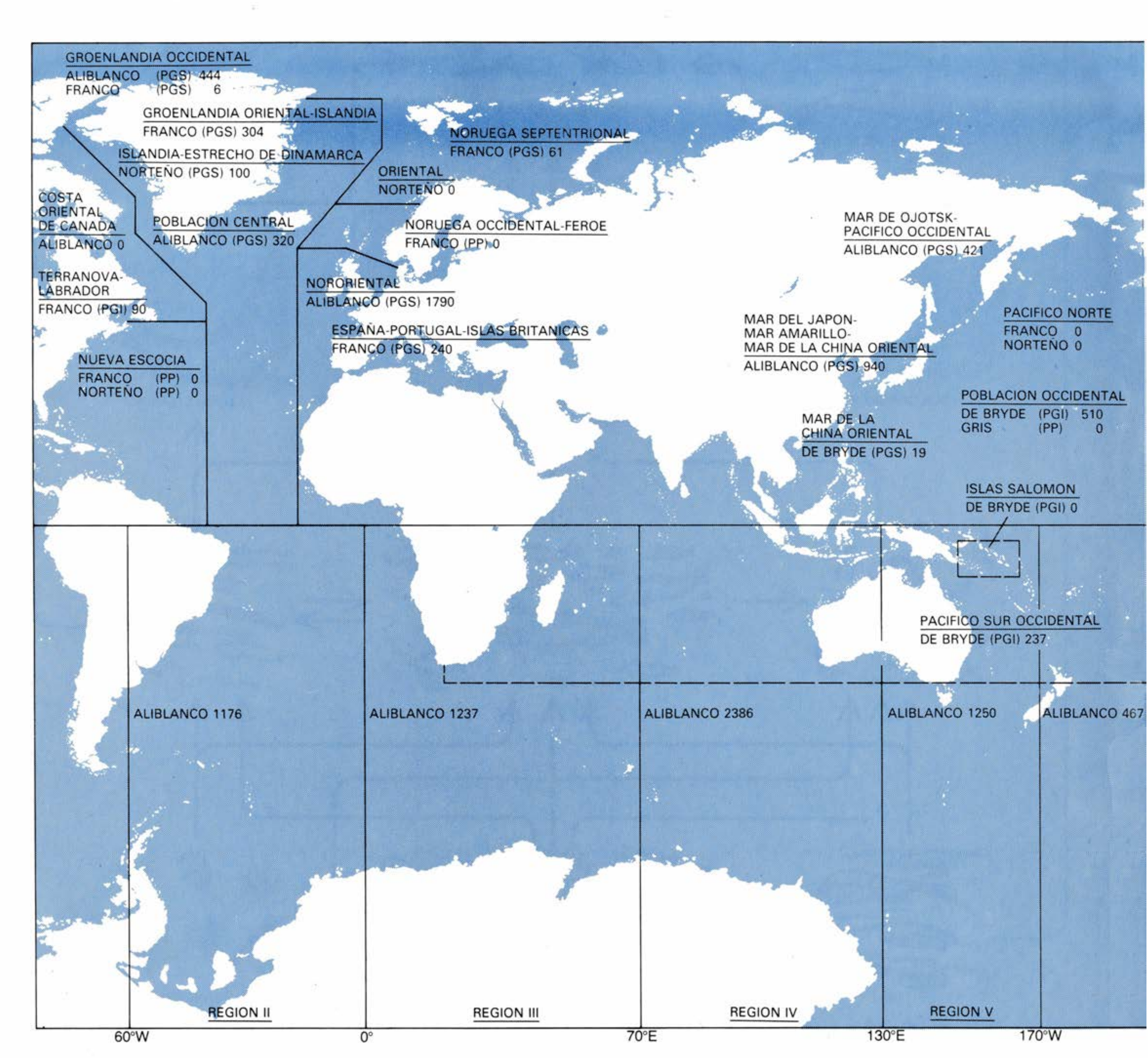
Presionada por gobiernos y organismos, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y de los Recursos Naturales entre ellos, la comisión adoptó en 1974 un conjunto de "nuevos procedimientos de gestión" que, desde entonces, han constituido la pauta a seguir en el establecimiento de cupos balleneros. Detalles técnicos al margen, estas reglas dividen los océanos mundiales en varias regiones, cada una de las cuales distingue las poblaciones de cetáceos en tres categorías. Dicha clasificación se revisa cada año. Si se considera que la población se encuentra un diez por ciento por debajo

1. ECOSISTEMA DEL OCEANO AUSTRAL, formado por los mares que rodean el continente de la Antártida. Está basado en el fitoplancton (*abajo*), plantas microscópicas que se sustentan de materia inorgánica y luz solar. Uno de los principales eslabones de la cadena alimentaria que se extiende desde el fitoplancton hasta las grandes ballenas y el hombre es el *krill*, constituido por crustáceos semejantes a camarones y cuya biomasa es una de las mayores de cualquier grupo de animales estrechamente emparentados del planeta. Si la población de uno de los animales que se alimentan de *krill* disminuye (como ha ocurrido con el rorcual azul, que se ha explotado de forma intensiva), las poblaciones de otros animales que se alimentan de *krill* pueden aumentar por alivio de competencia (así ha ocurrido con los pájaros bobos, focas y algunos cetáceos). Varios países están ahora empezando a explotar directamente el *krill*.


HOMBRE
CETACEOS MISTICETOS
CETACEOS ODONTOCETOS
CACHALOTES
FOCA CANGREJERA
FOCA LEOPARDO
ELEFANTE MARINO
AVES
PECES
CALAMARES
KRILL
PLANCTON CARNIVORO
OTRO PLANCTON HERBIVORO
FITOPLANCTON

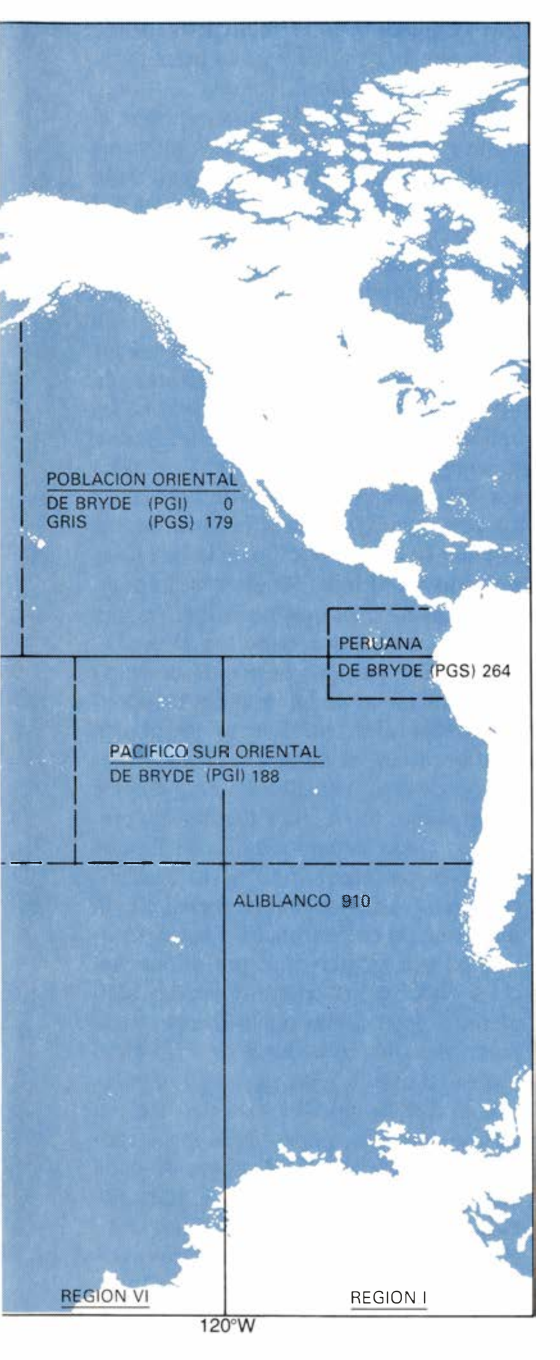
del nivel en el que su rendimiento potencial se halla en su máximo (el rendimiento sostenible máximo), no se permite su explotación; los cetáceos se clasifican como "población protegida". Si la población se halla cerca del nivel de rendimiento máximo sostenible, se establecen cupos anuales con la intención de mantener a la población aproximadamente a este nivel; se clasifica a los cetáceos como "población de gestión sostenida". Si el tamaño estimado de una población se halla significativamente por encima del nivel de rendimiento sostenible máximo, se permite su explotación según cupos destinados a conseguir una reducción controlada hasta aquel nivel; los cetáceos se clasifican como "población de gestión inicial". Siguiendo esta fórmula, el rorcual azul, la yubarta o ballena xibarte y las ballenas gris y franca están protegidos en todos los océanos, y los rorcuales de Bryde, franco o común y norteño lo están en la mayoría de regiones. (Todos ellos son ballenas, que filtran su alimento a través de placas denominadas barbas o ballenas; pertenecen al suborden Misticetos, y deben distinguirse de los cetáceos con dientes del suborden Odontocetos, uno de cuyos miembros es el cachalote.)

En el océano Austral, los blancos su-



2. DIVISION DEL PLANETA EN REGIONES DE CUPOS por la Comisión Ballenera Internacional. Los cupos se establecen para la captura de ocho especies de cetáceos misticetos: el rorcual azul, el de Bryde, el franco o común, la ballena gris, la xibarte o yubarta, el rorcual aliblanco o menor, la ballena franca y el rorcual norteño. (Los Misticetos son cetáceos que filtran su alimento mediante placas de ballena, o barbas.) Si se considera que una población de ballenas se halla en un 10 por ciento por debajo del nivel en que su rendimiento sostenible encuentra su máximo, no se permite su explotación; se le designa como "población protegida" (PP). El rorcual azul, la yubarta y la ballena franca pertenecen a esta categoría en todos los océanos. Si la población se halla cerca del nivel de rendimiento sostenible máximo, se establecen cupos anuales con la intención de mantener la población aproximadamente a aquel nivel; se dice de la población que es una "población de gestión sostenida" (PGS). Si la población se encuentra muy por encima del nivel de rendimiento sostenible máximo, se permite su explotación según cupos destinados a producir una reducción controlada hacia el nivel de rendimiento sostenible

cesivos de la explotación han sido los rorcuales azul y franco, la ballena xibarte y los rorcuales aliblanco y norteño. Se ha venido, pues, diezmando una población tras otra. En total, la sobreexplotación de los cetáceos misticetos en el océano Austral ha reducido su biomasa neta hasta una sexta parte de su valor prístino estimado, aproximadamente. Todas las especies, con excepción del rorcual aliblanco o menor, se hallan ahora clasificadas en todo el océano Austral como población protegida.



máximo; se trata entonces de una "población de gestión inicial" (PGI). Las cifras situadas a continuación de las ballenas corresponden al número de ellas que podían capturarse en la estación 1980-81. En la última reunión de la Comisión Ballenera Internacional, celebrada el pasado julio, se ha decidido que el número de ballenas que pueden capturarse se reducirá a cero los tres próximos años.

Distintos indicios sugieren que, en virtud de una menor competencia tanto dentro de una misma especie como entre especies distintas, están ocurriendo cambios notables en las poblaciones de ballenas. Las desviaciones en el equilibrio competitivo son un efecto; las tasas de crecimiento de la población, que van en aumento, son otro. A grandes rasgos, semejantes cambios se revelan en un gráfico que indique la variación temporal de las poblaciones de ballenas; la población del rorcual norteño muestra un aumento antes de que empezara su explotación a mediados de la década de 1960; el número de rorcuales aliblancos crece pese a la explotación de la especie.

Para estimar el rendimiento máximo que una determinada población es capaz de producir de manera sostenida se precisa información acerca de la supervivencia (en función de la edad) y de la fecundidad dentro de la población. Los datos proceden principalmente de las operaciones de captura ballenera. Se supone que, en una población prístina, la tasa de natalidad y la tasa de mortalidad son iguales por término medio, lo que produce un nivel de población aproximadamente estacionario. La explotación aumenta la mortalidad, compensada en parte por una fecundidad incrementada en la población. Compete al administrador evaluar en qué modo esta tasa de natalidad per cápita aumentada depende de la densidad de población y estimar después el nivel de explotación que maximizará el rendimiento sostenible.

Los aumentos de fecundidad observados son el resultado de una combinación de tasas de gravidez más elevadas y del hecho de que la madurez sexual se alcanza a edades más tempranas. Hemos examinado la variación de las tasas de gravidez cambiantes para los rorcuales azul, franco y norteño en lo que la Comisión Ballenera Internacional ha designado como Región IV, que es típica del océano Austral. Estas tasas vienen a señalarnos qué probabilidad hay de que una ballena hembra sexualmente madura quede grávida en un año determinado. En los últimos años, y debido a que las tres poblaciones han visto mermados notablemente sus niveles anteriores, las tasas se han agrupado alrededor del 0,5: la cifra significa que la mayoría de hembras adultas procrea un ballenato a años alternos.

De los datos se desprende que, bajo la presión creciente de la explotación, las tasas de gravidez para el rorcual azul y el común han aumentado significativamente desde que empezó su captura en el océano Austral, hacia 1930. La pauta general se interrumpe con el cese de la explotación en el intervalo de la segunda guerra mundial; las tasas de gravidez parecen haber caído durante este período, debido, quizás en parte, al aumento coincidente de la población de ballenas. La tasa de gravidez para los rorcuales norteños no presenta ningún crecimiento sistemático a lo largo del tiempo relativamente breve en que han sido explotados. Las tasas para los rorcuales aliblancos, cuya explotación significativa es un fenómeno reciente, son elevadas, lo que refleja su ciclo reproductor predominantemente anual.

Los datos aquí manejados proceden de las capturas balleneras; carecemos de información de los años en que una especie no se explotaba. Por consiguiente, aunque las cifras revelen una conexión entre la densidad de población y la tasa de gravidez en una población explotada, no pueden mostrar efectos relacionados con el agotamiento de otras especies, efectos que a veces aparecen incluso antes de que se capturara la población en estudio.

Por otra parte, un reciente avance técnico permite remontarnos al pasado a la hora de deducir a qué edad las ballenas alcanzan la madurez sexual. El oído de un cetáceo posee un tapón córneo constituido por una masa comprimida de células dérmicas; forma parte del aparato auditivo. El tapón presenta anillos de crecimiento anual algo parecidos a los de los árboles. Cuando el animal alcanza la madurez sexual, los anillos se hacen mucho más pequeños. A través de este procedimiento dedujimos la edad a la que los rorcuales comunes, menores y norteños alcanzaban la madurez sexual durante las últimas décadas. (Las poblaciones de rorcual azul y de yubarta eran tan reducidas que en realidad no se explotaban por la época cuando se reconoció la importancia de los tapones auditivos, y así los recuentos para estas especies son demasiado escasos para resultar útiles.)

Por lo que concierne a los rorcuales norteños, los datos presentan un ligero incremento en la edad de madurez durante la segunda guerra mundial y una débil disminución posterior. En los últimos años, los rorcuales norteños han alterado su patrón de migración: adelantan su llegada al Antártico en vera-

no y penetran más hacia el sur. Este cambio quizá se deba a una competencia reducida por parte de los rorcuales azul y franco y de la yubarta, aunque puede reflejar también algún lento cambio ambiental.

Los rorcuales francos o comunes presentan una disminución pronunciada en la edad de madurez sexual en todas las regiones del océano Austral. En las poblaciones prístinas de la década de 1920, se alcanzaba la madurez sexual a los 11 o 12 años; a mediados de la de 1960, esa edad estaba ya en ocho o nueve años. Importa resaltar que esta tendencia a la reducción sistemática se detectó en algunas regiones del océano Austral antes de que las poblaciones de rorcual franco conocieran una explotación intensa.

Los rorcuales aliblancos o menores proporcionan las pruebas menos ambiguas de cambios asociados con la reducción de otras poblaciones de ballenas. El adelantamiento de la madurez sexual (de unos 14 años a seis o siete) se había completado, en líneas generales, antes de que empezara su explotación significativa. Según la explicación más razonable, las poblaciones de rorcuales menores se expandirían en el vacío ecológico creado por la extracción de sus competidores, en particular los rorcuales azules. (Estudios recientes de J. G. Cooke y William de la Mare, del Instituto para el Ambiente y el Desarrollo, de Londres, indican que puede haberse sobreestimado el grado de adelantamiento de la madurez. Ello supondría una menor tasa de crecimiento de la población de rorcuales aliblancos, pero no alteraría la conclusión general.)

Otros animales del océano Austral que comen *krill* han mostrado en años recientes aumentos de población que plausiblemente pueden atribuirse a la reducción de las poblaciones de ballenas. Así, el oso marino del sur ha experimentado aumentos de población que sobrepasan cualquier recuperación simple de la sobreexplotación pasada. El aumento más rápido de este otario se ha registrado en el arco de Escocia, en la Antártida, donde el oso marino superpone su área de distribución a la de las ballenas. Datos similares ha reunido Richard M. Laws, director del Estudio Antártico Británico, para la abundante foca cangrejera. (A pesar de su nombre, la foca cangrejera come sobre todo *krill*, que obtiene en los bordes del hielo de la banquisa.) En la península Antártica, la edad media de la foca al alcanzar la madurez sexual era de cuatro años, hasta que se abrió de nuevo a la caza la zona ballenera austral conocida por el Santuario; desde entonces, la edad ha bajado de manera uniforme hasta los 2,5 años.

Citemos también los aumentos en el número de pájaros bobos rey: mayores que los que cabría explicar a partir de la mera recuperación de las masacres del siglo XIX. Se han documentado, asimismo, aumentos de población para los pájaros bobos de Adelia, barbijo y juanito y para algunas aves marinas. Es significativo que los aumentos mejor constatados en estas poblaciones de pájaros bobos comedores de *krill* se localicen en el Atlántico Sur, allí donde la superposición entre ballenas y pájaros bobos es mayor. En cambio, no se aprecia aumento de población en los pájaros bobos de Adelia de la isla Ross durante los últimos 50 años; su interacción con las ballenas es débil, ya que éstas no suelen acercarse tan al sur.

Así pues, parece que la extracción de la mayor parte de los grandes cetáceos misticetos (el rorcual franco, la yubarta y, sobre todo, el rorcual azul) del océano Austral ha constituido una especie de experimento a gran escala, no previsto y poco documentado, de lo que los ecólogos denominan alivio de competencia. Aunque buena parte de la información es inferencial y fragmentaria, parece ilógico interpretar los hechos observados como si fueran algo distinto de pruebas de la competencia entre especies comedoras de *krill* en el océano Austral. Una implicación práctica es que no pueden establecerse, en último término, cupos balleneros, población por población, como si cada una de ellas fuera única y se hallara aislada. La implicación es particularmente clara para el rorcual aliblanco, cuya población parece haber crecido (con la tasa de natalidad superando a la de mortalidad) antes de que se iniciara su explotación de manera significativa. Estas circunstancias están obligando a los miembros de la comisión a tener en cuenta las interacciones entre especies.

Hasta aquí nuestra exposición se ha centrado en los animales que se alimen-

3. DRASTICA CAIDA EN LAS POBLACIONES de los rorcuales azul, franco y norteño y de la ballena xibarte desde 1910. Las cifras se refieren a la Región IV del océano Austral [*véase el mapa de la figura 2*]. El aumento en el número de rorcuales menores se aprecia claramente en la parte superior derecha.

tan de *krill* y que comparten aproximadamente el mismo nivel trófico que los cetáceos misticetos. ¿Qué ocurre con el propio *krill*? Una simple estima sugiere que la reducción de las poblaciones de ballenas por explotación ha producido un "excedente" de *krill* en el océano Austral de unos 150 millones de toneladas métricas por año.

Sin embargo, esta estima aproximada no tiene en cuenta la posibilidad de que el océano Austral se encamine hacia un nuevo equilibrio. Aunque el conocimiento que en la actualidad tenemos de la situación no basta para especificar las proporciones exactas, resulta claro que el "excedente" de *krill* no sólo contribuye a un aumento de la biomasa de *krill*, sino también al aumento de las tasas de crecimiento de la población entre las restantes ballenas (en particular el rorcual menor), la foca cangrejera y otras focas, pájaros bobos, aves marinas, peces y calamares (cuyas poblaciones están aumentando a su vez debido a la presión de explotación que se ejerce sobre su principal depredador, el cachalote).

Uno de nosotros (Beddington) y B. T. Grenfell, del Imperial College of Science and Technology de la Universidad de Londres, han estudiado las interacciones entre las poblaciones de *krill* y las de las ballenas en el océano Austral. La dinámica de población de las especies de cetáceos comprendidas en el estudio se basa en estimas de las densidades de población y en datos de reclutamiento; como ya hemos señalado, muchos de los efectos del alivio de la competencia, intra e interespecífica, se hallan implícitos en los datos de reclutamiento. La descripción que en el estudio se hace de la dinámica de población del *krill* se apoya en la biología de su ciclo vital. Se plantean hipótesis razonables sobre las características de la dependencia de la depredación respecto de las densidades de población de las ballenas y del *krill*. El estudio llega así a estimar los cambios a lo largo del tiempo de las cantidades de *krill* consumidas por los cetáceos misticetos en las principales regiones del océano Austral [*véase la ilustración número 5*]. Aunque este análisis tiene sus defectos y se limita a los cambios en el consumo de *krill* por parte de las ballenas, representa un primer paso de indudable utilidad.

Una interesante predicción que avala este estudio es que las demoras de tiempo inherentes a las interacciones entre presa y depredador pueden, en este sistema *krill*-ballena, conducir a oscilaciones en las tasas de gravidez de las ballenas en determinados niveles de explotación. Estos cambios, aunque pequeños, significativos desde el punto de vista estadístico, coinciden con lo observado. Alternativamente, puede que las oscilaciones observadas vayan asociadas a fluctuaciones ambientales sistemáticas, tales como cambios en la extensión del hielo de la banquisa de un verano a otro. Mencionamos estas oscilaciones por mostrar un atisbo de las sutilezas técnicas que acechan bajo las pautas más amplias de los cambios de población.

Estimulados en parte por la noción de un excedente de *krill*, varios países se proponen explotarlo desde barcos factoría en el océano Austral. Presumiblemente, la intención es convertir el *krill* en pienso para animales, pero también pudiera ser que parte de las capturas apareciera en los menús humanos en forma de "camarones" y otras exquisiteces. La captura total fue de unas 100.000 toneladas en 1979, pero se piensa que los barcos rusos pueden haber recolectado un millón de toneladas en el hemisferio austral en el verano de 1980-81. Aunque estas cifras son todavía pequeñas si se comparan con la producción anual de *krill*, la experiencia pasada sugiere que es mejor iniciar pronto la regulación de estas actividades de explotación, antes de que la inversión de capital en buques y otros equipos de pesca genere un impulso económico y político difícil de controlar.

¿Qué reglas de gestión deben gobernar la explotación comercial de una pesquería multiespecífica, como la que comienza a ser el océano Austral? El principio rector no puede ser el rendimiento sostenible máximo para cada especie (aunque se defendió esta idea en las primeras discusiones). Se consigue el rendimiento sostenible máximo para los cetáceos misticetos dejando intacto su alimento (el *krill*). Para el *krill*, el rendimiento sostenible máximo vendría con la extinción de las ballenas y demás animales que compiten con los seres humanos por este recurso alimentario. Regular la explotación especificando el rendimiento sostenible máximo para la especie presa y, a la vez, para las depredadoras, sería repicar las campanas y desfilar en la procesión.

Tampoco se dispone de ningún criterio biológico universal que señale hacia una determinada mezcla óptima de capturas sostenibles. Por ejemplo, aunque el tonelaje máximo de proteína desembarcado podría conseguirse eliminando las ballenas y explotando únicamente el *krill* restante, esta solución violentaría varias limitaciones estéticas y éticas. En último término, las reglas deben integrar consideraciones políticas y sociales junto a las biológicas.

Enfrentada a estos problemas, la convención sobre recursos marinos del Antártico ha especificado que la explotación de especies en el océano Austral debe ser compatible con "el mantenimiento de las relaciones ecológicas entre las poblaciones explotadas, dependientes y relacionadas de los recursos vivos marinos del Antártico y con el restablecimiento de las poblaciones diezmadas". Esta declaración responde a algunas cuestiones de principio, pero no constituye todavía una guía de gestión operativa. Hasta que se conozcan mejor las relaciones detalladas entre las especies que habitan en el océano Austral, es irrealizable un manual cuantitativo que establezca cupos para la explotación de este ecosistema multiespecífico. Sin embargo, pueden establecerse algunos principios cualitativos, que se han incorporado a la convención.

Para las poblaciones situadas en la cumbre de la red alimentaria, que no se hallan sujetas a una depredación natural significativa, a menudo seguirá siendo útil el concepto de rendimiento sostenible máximo. La convención señala que "no debe permitirse que estas poblaciones disminuyan por debajo de un nivel cercano al que asegure el mayor incremento neto anual". Para otras poblaciones, la conservación del ecosistema parecería requerir que ni ellas mismas ni otras que dependan de éstas resultaran gravemente afectadas por la explotación. Una medida concreta, que resulta bastante clara en el sistema relativamente simple *krill*-ballena, es prohibir cualquier explotación que comporte la reducción de poblaciones instaladas en la cumbre de la estructura trófica por debajo de una determinada fracción de sus niveles originales.

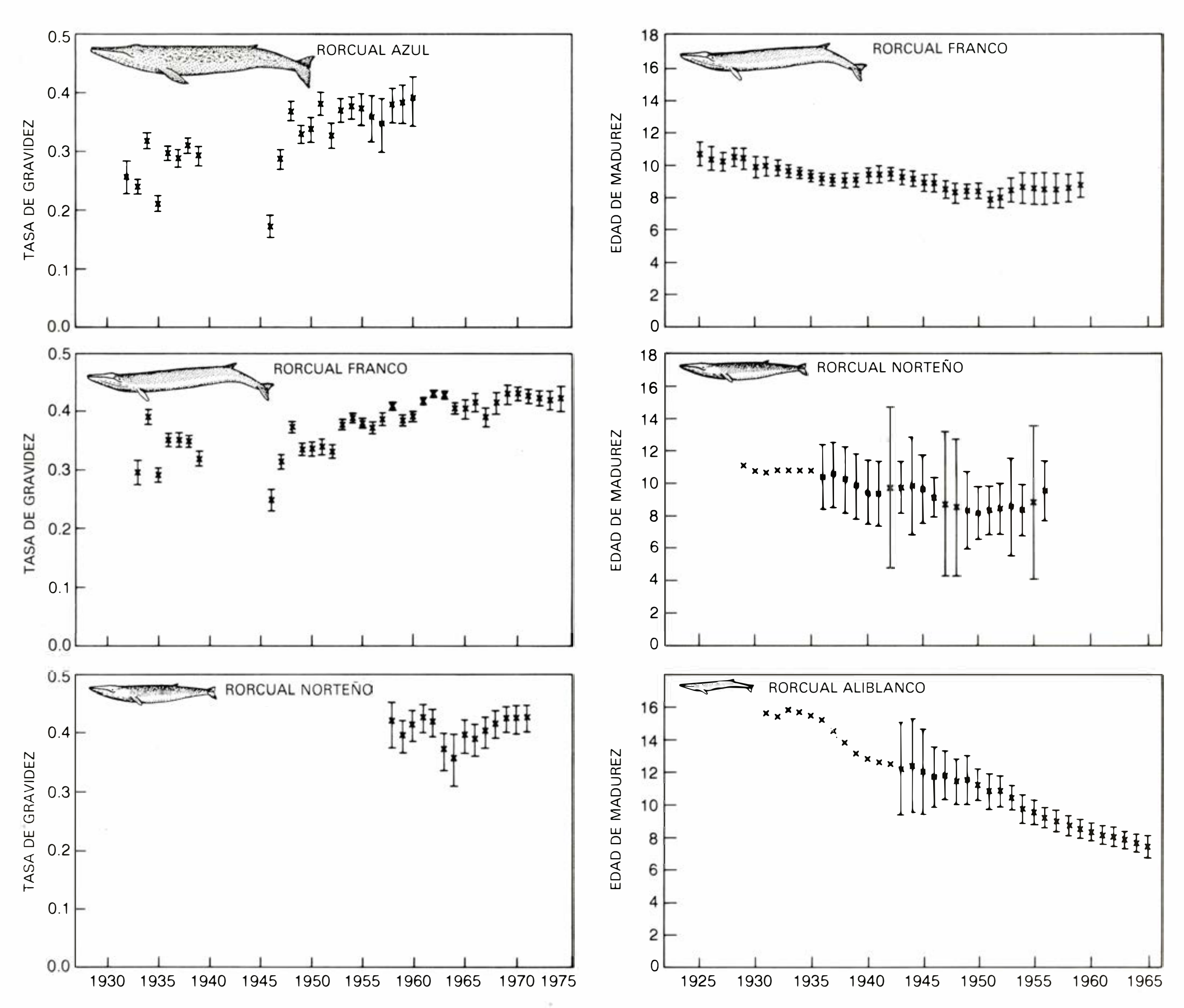
Cualquier esfuerzo para llevar a cabo estas normas tiene que vérselas con la complicación de los cambios que tienen lugar en las distintas poblaciones y en muchas escalas de tiempo diferentes. Una población de *krill* puede ajustarse en un año o dos a un determinado régimen de explotación, mientras que los efectos consiguientes pueden tardar una década o más en dejarse sentir completamente en las poblaciones de cetáceos misticetos. La convención intenta reunir estas consideraciones al

exigir, para el ecosistema marino, la "prevención de cambios, o la minimización del riesgo de cambios, que no sean potencialmente reversibles en dos o tres décadas". Deben aún emprenderse muchos estudios de sistemas multiespecíficos en general, y en el océano Austral en particular, para dotar de contenido práctico estas buenas intenciones.

Las pesquerías mundiales proporcionan otros muchos ejemplos de poblaciones importantes que han resultado diezmadas, con efectos concomitantes en otras especies de la comunidad. Un ejemplo que concierne a los trópicos es el de la considerable industria pesquera del golfo de Tailandia, objeto de un programa de investigación insólito, por lo intensivo. En el programa se incluían prospecciones regulares mediante arrastre que reflejaban los cambios en la abundancia relativa de las distintas especies.

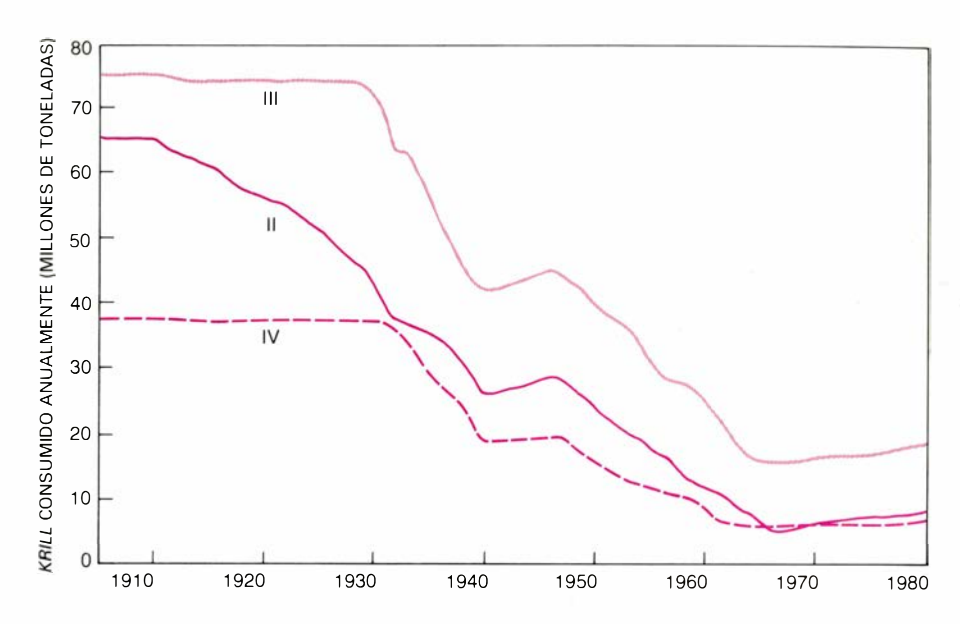
Los datos muestran que las capturas de algunos peces, por ejemplo los múlidos (salmonetes), los leiognátidos (peces jabón y percas de plata), los escolópsidos (bremas de monóculo) y los tiburones y rayas han descendido de manera mucho más notable que las de otros, como los priacántidos (ojazos), los sáuridos (peces lagarto) y los calamares. Se ha dividido por diez la captura de lo que los pescadores denominan "pescado bueno", a lo largo de un período en el que la captura de "pescado de desperdicio" se ha mantenido aproximadamente constante. Se aprecian aquí dos efectos: la composición específica está cambiando hacia ejemplares más pequeños y el tamaño medio de los peces en determinadas especies se está reduciendo. Así, los leiognátidos, que fueron un componente principal del pescado bueno en los primeros años, se consideran ahora pescado de desperdicio, porque sólo se capturan individuos pequeños.

La industria pesquera del golfo de Tailandia representa una forma de depredación; no es sorprendente que la abundancia relativa de las especies presa cambie al mismo tiempo que dismi-



4. TASA DE GRAVIDEZ Y EDAD DE MADUREZ, dos parámetros que miden los cambios dinámicos registrados en las poblaciones de las ballenas de la Región III del océano Austral. A la izquierda se muestra el aumento en la tasa de gravidez de los rorcuales azul, franco y norteño. La tasa viene a significar qué probabilidad hay de que una hembra sexualmente madura quede fecundada en un año determinado. La secuencia de puntos es discontinua porque no se obtuvieron datos durante la segunda guerra mundial. El aumento sugiere que estas poblaciones de ballenas pueden recuperar lentamente sus niveles originales. Los gráficos de la derecha muestran la disminución en la edad de madurez de los rorcuales franco, norteño y menor. (Aquí "madurez" se refiere a la edad de una ballena hembra en el momento de su primera gravidez.) Estudios más recientes indican que la disminución de la edad de madurez de estas ballenas puede ser algo menor. Las barras verticales por debajo y por encima de los puntos revelan la incertidumbre estadística.

nuya su abundancia total. Ya hemos señalado estos efectos en el océano Austral; también se han hallado en otros ecosistemas terrestres, marinos y de laboratorio. En una simplificación obligada puede argumentarse que la depredación tiende a conducir a las poblaciones a niveles inferiores a los primitivos, en los que la competencia por los recursos revista importancia destacada en la regulación de la densidad de población; por el contrario, la depredación confiere una ventaja relativa a las especies que pueden producir descendientes de forma abundante y rápida. Por ello, bajo una explotación intensa, el pescado bueno, de carne consistente, cede el lugar al pescado de desperdicio, más ordinario.



5. DISMINUCION EN LA CANTIDAD DE *KRILL* consumido por las ballenas y otras especies, según una estimación teórica para las regiones II, III y IV del océano Austral. Tal disminución se debe a la drástica reducción de las poblaciones de cetáceos misticetos, y es presumible que resulte en un aumento de la cantidad de *krill*. Este aumento ha despertado el interés por la posibilidad de su explotación directa.

Un punto del patrón de la pesquería del golfo de Tailandia que llama la atención es el siguiente: algunas especies presa que comenzaron abundando (los leiognátidos y los múlidos) se han reducido a un ritmo más rápido. Daniel Pauly, del Centro Internacional para la Gestión de Recursos Acuáticos Vivos, de Manila, avanzó una explicación del fenómeno: antes del desarrollo de la pesquería comercial las presas se mantenían, por depredación natural, a una densidad de población de aproximadamente el nivel de rendimiento sostenible máximo. Después de la mortalidad adicional producida por la pesca, se redujeron a un ritmo determinado por la mortalidad de pesca. Pero, como suele ocurrir en todo, también aquí hay explicaciones alternativas; se habla, por ejemplo, de que estas especies, que viven en aguas someras, sean quizá más vulnerables a la pesquería. No obstante, los datos resaltan la importancia de hacer distinciones entre las especies, y en particular entre los niveles tróficos de la comunidad, a la hora de establecer el impacto de la explotación.

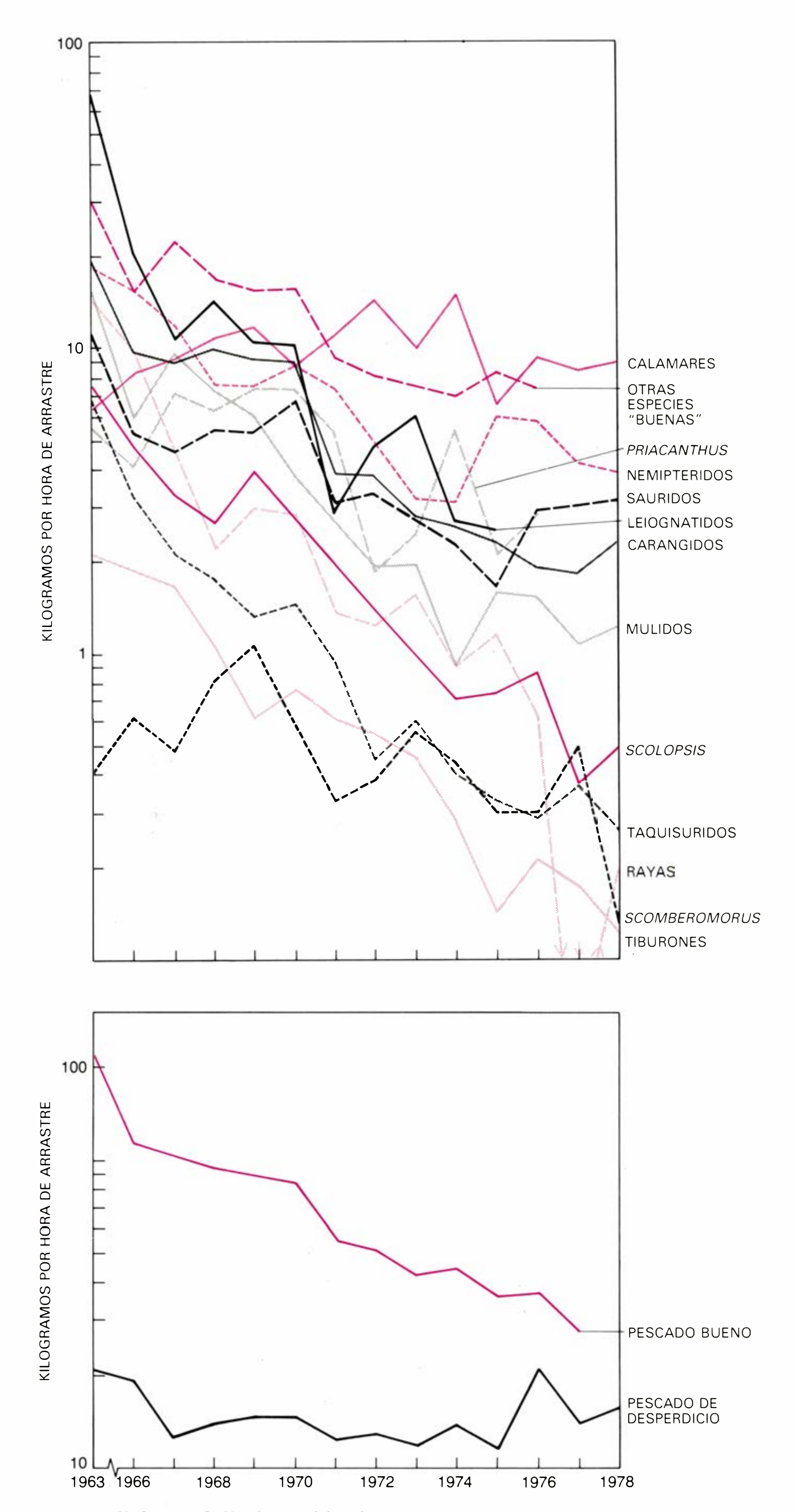
Vale la pena señalar que las pautas de cambio en la abundancia de las distintas especies de peces del golfo de Tailandia difieren notablemente de los cambios poblacionales registrados en las ballenas. Los cambios en la abundancia de los cetáceos son suaves, mientras que en los peces se producen fluctuaciones sustanciales alrededor de la tendencia básica.

Las razones de estas diferencias son ilustrativas: en las poblaciones de ballenas, la variación absoluta del reclutamiento no es grande; aunque las tasas de gravidez y las edades de madurez sexual presentan cambios anuales, son relativamente pequeños si se comparan con las variaciones del reclutamiento que se observan típicamente en las poblaciones de peces. Además, puesto que entre las ballenas las tasas de mortalidad son bajas y existen muchos grupos de edad, los nuevos reclutas suponen una pequeña fracción de la población. En contraste, las tasas de mortalidad de las poblaciones de peces son bastante elevadas y la población tiene pocas clases de edad, de modo que los reclutas constituyen una fracción grande de la población.

De la combinación de estos factores resulta que la gestión de las poblaciones de peces es más difícil que la de las poblaciones de cetáceos, incluso antes de tomar en consideración los efectos multiespecíficos. Las dificultades se enmarañan cuando se trata de poblaciones de las zonas templadas, en las que la reproducción tiene lugar en una estación única, en lugar de promediarse a lo largo de todo el año como en los trópicos. Un ejemplo lo ofrece la pesquería comercial del mar del Norte.

En el mar del Norte, la captura pesquera total pasó de alrededor de 1,5 millones de toneladas en 1960 a tres millones de toneladas en 1967. Desde entonces se ha mantenido estacionaria, con una drástica caída de la población y la captura del arenque y la caballa, intensamente explotados; reducción que se ha compensado, en buena parte, por una pesca creciente de gádidos grandes (bacalao, eglefino, abadejo negro y plegonero) y de otros peces pequeños que podrían calificarse de pescado de desperdicio (capellán noruego, pion y espadín). Se ignora hasta qué punto estos cambios se deben a cambios compensadores en la densidad de población, a cambios en las pautas de explotación comercial o a efectos ambientales coincidentes. Sin embargo, se ha sugerido que la captural anual uniforme de tres millones de toneladas se ha extraído de una población total que ha permanecido constante en torno a los nueve millones de toneladas, mientras que su composición ha variado de unos seis millones de toneladas de arenque y caballa y tres millones de toneladas de otros peces, en 1964, a unos dos millones de toneladas de arenque y caballa y siete millones de toneladas de otros peces a finales de la década de 1970.

Se han construido complejos modelos matemáticos con la esperanza de llegar a un mejor conocimiento de las posibilidades de elección que tienen los administradores de esta pesquería, con sus múltiples interacciones entre especies. Una clase de modelos, ejemplificados por la labor de los biólogos pesqueros daneses K. P. Andersen y Erik Ursin, atribuye el aumento de las poblaciones de los gádidos mayores y de otros peces más pequeños a una menor depredación sobre sus estadios larvarios y juveniles; y ello por la sencilla razón de que el arenque y la caballa, que son sus depredadores, se han pescado hasta niveles muy bajos. Se ha señalado que la extracción deliberada y sistemática de otros grandes peces depredadores (bacalao, eglefino y abadejo negro)



6. A TRAVES DEL ESTUDIO DEL GOLFO DE TAILANDIA se llega a comprender por qué la disminución de la captura de pescado afecta al carácter de la pesquería por entero. Las curvas del gráfico superior muestran la disminución de la captura de pescado a lo largo de un período de 15 años. Las curvas inferiores promedian las capturas de lo que los pescadores clasifican como "pescado bueno" y "pescado de desperdicio". Este último está constituido sobre todo por individuos demasiado pequeños.

permitiría la obtención de capturas anuales sostenibles de hasta cinco o seis millones de toneladas. Sin embargo, estas capturas procederían principalmente del pescado de desperdicio, más pequeño, que terminaría por predominar en el mar del Norte. Como hemos señalado anteriormente, la elección última con la que se enfrentan los administradores de estas pesquerías es a la vez económica y social: ¿debe dirigirse el esfuerzo de explotación hacia los peces mayores, como alimento humano, o hacia los peces más pequeños, como pienso? En palabras de Andersen y Ursin, ¿deseamos que los recursos alimentarios del mar del Norte terminen "en nuestra mesa en forma de bacalao alimentado con peces vivos o bien en forma de pollo alimentado con pienso de pescado"?

Los cambios de población de un año para otro en las pesquerías de la zona templada, como el mar del Norte y el banco Georges (en aguas de Nueva Inglaterra), tienden a ser incluso más variables e impredecibles que, por ejemplo, en el golfo de Tailandia. Cabe presumir que, entre otras razones para ello, intervengan la pauta de comportamiento fuertemente estacional de los peces y diferencias significativas en el clima y en otras condiciones ambientales de una estación a la siguiente.

A medida que la población humana aumenta, la demanda de alimentos y otros recursos intensifica su presión sobre muchos ecosistemas naturales. En los mares, tales presiones han conducido al colapso de varias poblaciones importantes de peces y ballenas, al establecimiento de zonas nacionales e internacionales de pesca y a un interés creciente por la explotación de especies nuevas y "desacostumbradas". Cualquier posibilidad de explotar estas comunidades marinas de manera sostenida exige un conocimiento mucho más hondo de las interacciones que se dan entre las especies constituyentes entre éstas y el ambiente.

El océano Austral proporciona un terreno experimental en el que pueden empezar a comprenderse los efectos de la explotación de varias especies que ocupan distintos niveles en la cadena alimentaria, pero queda mucho por resolver. Más formidable se nos revela la tarea de gestionar otras pesquerías multiespecíficas, en las que las relaciones entre población y reclutamiento son intrínsecamente menos predecibles y en las que los cambios pueden sucederse con mayor rapidez.

El crecimiento de Norteamérica

En los últimos 200 millones de años el continente se ha ensanchado hacia el oeste en choques reiterados con masas terrestres menores, algunas de las cuales parecen haber llegado de miles de kilómetros de distancia

David L. Jones, Allan Cox, Peter Coney y Myrl Beck

De acuerdo con la teoría de la tectónica de placas, las masas continentales terrestres cabalgan sobre grandes placas de la corteza que mantienen un persistente movimiento relativo. Desde la aceptación generalizada de la teoría, hace menos de dos décadas, los geólogos pensaron en un crecimiento de los continentes, lento y constante, parecido al de los árboles: irían acumulando anillos, donde el último circunda al anterior. Los anillos de los continentes comprenden varios tipos de rocas. Las hay de fondo oceánico, raspadas por el borde de un continente donde una placa con movimiento de aproximación se sumerge bajo la placa continental, proceso conocido por subducción. Otras proceden de arcos volcánicos, cadenas de islas volcánicas que se forman sobre zonas de subducción. Muchas se originan como sedimentos depositados por los ríos en la plataforma continental.

Por lo que hoy se ve, el crecimiento de los continentes no es lento ni constante. Nuevas pruebas demuestran que ha sido episódico y que el último capítulo importante del crecimiento de Norteamérica empezó hace 200 millones de años escasos. Prácticamente toda la costa pacífica, desde la Baja California, en el sur, hasta la punta septentrional de Alaska, y extendiéndose por el interior hasta una distancia media de unos 500 kilómetros, se injertó, pieza a pieza, en el continente preexistente por adición de grandes bloques prefabricados de corteza, la mayoría de ellos desplazados millares de kilómetros al este y al norte desde su lugar de origen en la cuenca pacífica. Las dimensiones horizontales de los bloques oscilan entre centenares y millares de kilómetros.

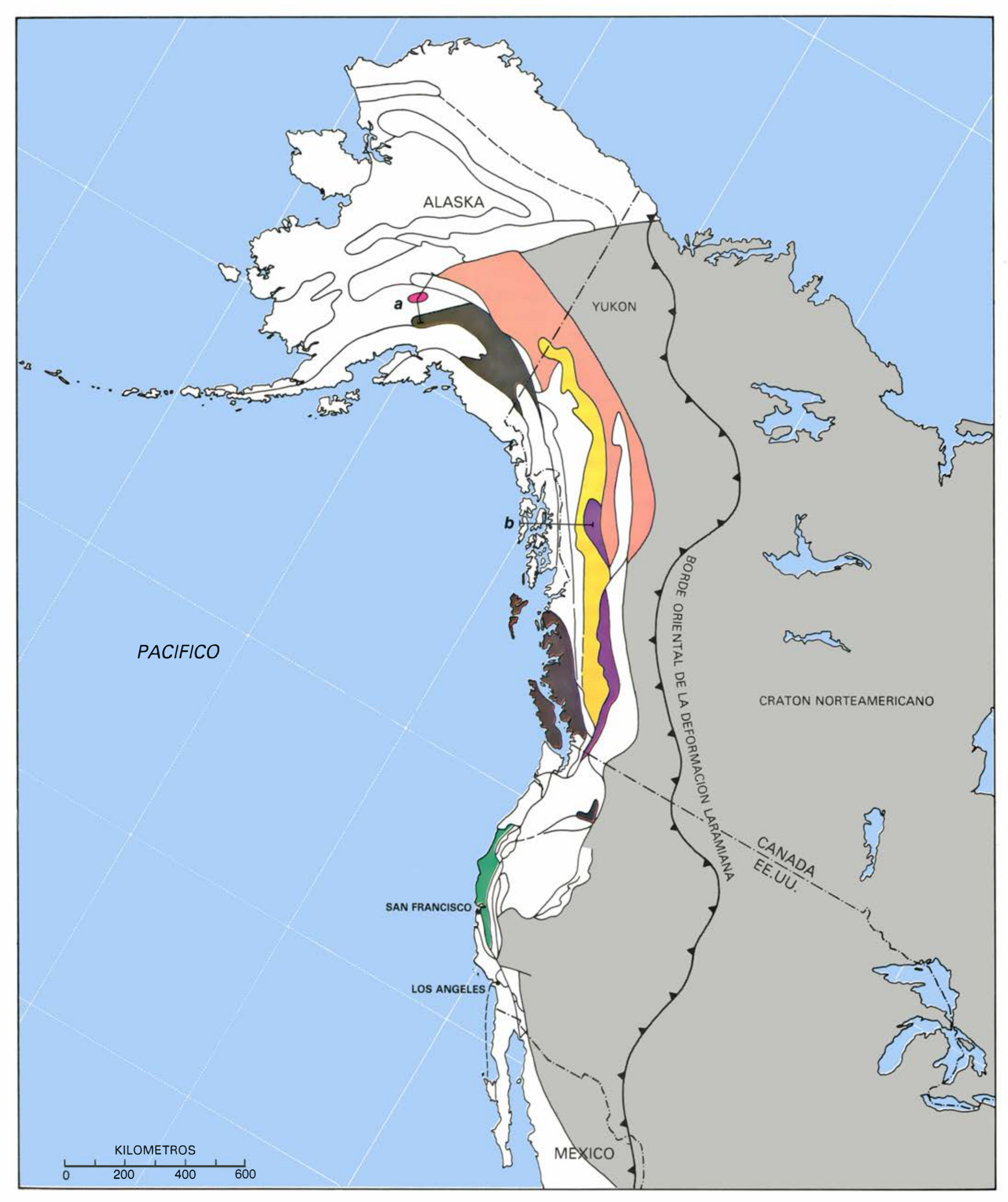
Muchos de los bloques son de origen oceánico: corteza oceánica, islas, mesetas, dorsales o arcos insulares. Otros, pocos, son fragmentos evidentes de continentes. Algunos habían viajado varios miles de kilómetros sin experimentar apenas deformación interna. Tras entrar en contacto con Norteamérica, los bloques solieron fragmentarse por fallas de cizalla y disponerse en delgadas bandas paralelas al margen continental. Durante la colisión, y después de ella, sufrieron rotación en muchos casos. Así pues, el oeste de Norteamérica es una amalgama de bloques de acreción que se ha modelado, hasta su configuración actual, en el transcurso de los últimos 200 millones de años por el impacto de placas oceánicas, portando cada bloque una carga de rocas exóticas. El proceso a lo largo del cual el borde de un continente se modifica por el transporte, la acreción y la rotación de grandes bloques corticales suele hoy llamarse tectónica de microplacas; los bloques pueden denominarse litosferoclastos, pues son fragmentos de litosfera. (En inglés se les ha bautizado con el término *terrane*).

La tectónica de microplacas es una parte importante del capítulo de la tectónica de placas, que describe las interacciones de placas a lo largo de márgenes continentales calificados de activos. La teoría básica de la tectónica de placas concibe dos vías de crecimiento de los márgenes continentales hacia el mar. Cuando se trata de dos placas, como la africana y la sudamericana, que crecen a partir de un valle de fractura o rift mesoceánico que las separa, los márgenes continentales de las placas se llaman pasivos, o de rift. Tales márgenes continentales crecen lentamente por la acumulación de sedimentos fluviales y de esqueletos carbonados de organismos marinos, que se depositan como caliza. Las series –sucesiones ininterrumpidas– de tales acreciones, formadas por estratos casi planos, reciben el nombre de depósitos de miogeosinclinal. La mayoría de esos depósitos no están deformados y exhiben una historia ininterrumpida, de la que resulta evidente que los márgenes pasivos no van asociados, en general, a la formación de montañas.

A lo largo de los márgenes activos, o convergentes, como los que rodean la mayor parte de la cuenca pacífica, los continentes tienden a crecer mucho más deprisa. En un margen activo, una placa oceánica se sumerge bajo una placa continental y ésta raspa de aquélla sedimentos y fragmentos de corteza basáltica del océano profundo, que se adhieren al margen continental. Simultáneamente, la placa que se sumerge bajo el margen continental se calienta y se funde parcialmente, desencadenando fenómenos de vulcanismo y orogénesis generalizados. Ejemplo clásico de ello son los Andes de la costa occidental de Sudamérica.

El modelo primitivo de tectónica de placas suponía que el borde occidental de Norteamérica era un margen pasivo a fines de la era paleozoica y principios de la mesozoica (hace entre 350 y 210 millones de años), convirtiéndose luego en margen activo. Pensábase que el continente había crecido hasta cierta amplitud, a lo largo del margen, por acreción de rocas sedimentarias e ígneas de origen oceánico en unos cuantos puntos: las cordilleras costeras de California, por ejemplo. El modelo lograba explicar accidentes tan dispares como las rocas de la formación Franciscan, de las cordilleras costeras de California, constituidas por procesos de subducción local, y las rocas graníticas de Sierra Nevada, más al este, que se originaron como raíces de volcanes parecidos a los de los Andes.

La reconstrucción de la historia geológica de la porción occidental de Norteamérica que nos ofrece la tectónica de placas sigue siendo válida en lo esencial en el nuevo marco de la tectónica de microplacas, pero se ha dado un giro radical en la interpretación de puntos concretos. En el Mesozoico (entre 248 y 65 millones de años atrás) se adhi-



LITOSFEROCLASTOS ACRECIDOS

NOMBRE	TIPO
CHULITNA	CUENCA OCEANICA
CACHE CREEK	CUENCA OCEANICA-MESETA CARBONATICA
FRANCISCAN	CUENCA OCEANICA DESORGANIZADA
STIKINE	ARCO INSULAR VOLCANICO
WRANGELLIA	ARCO VOLCANICO-MESETA OCEANICA
YUKON-TANANA	METAMORFICO

1. SUPERFICIE AGREGADA al margen occidental de Norteamérica a lo largo de los últimos 200 millones de años. Se representa en distintos colores, blanco incluido. Se han identificado un centenar de "litosferoclastos" (fragmentos de litosfera). Las rocas de esas zonas difieren marcadamente en su geología, paleontología y propiedades paleomagnéticas de las rocas del antiguo cratón norteamericano: el continente primitivo (*gris claro*). Muchos de los litosferoclastos, incluidos todos los de color (con la posible excepción del de Yukón-Tanana), son de rocas que originariamente se formaron en el fondo oceánico. Algunos encierran pruebas paleomagnéticas de haberse originado a millares de kilómetros al sur de su emplazamiento actual. La línea de púas próxima al borde occidental del antiguo continente señala el límite oriental de la orogenia laramiana, proceso de formación de montañas que empezó hace 150 millones de años y terminó hace 50 millones de años. Los lugares *a* y *b* aparecen en las ilustraciones 13 y 14.

rió a Norteamérica mucha más corteza de la que explicarían, solos, el vulcanismo a lo largo de arcos insulares y la mera acreción de sedimentos desde el fondo oceánico. También se ha comprobado que algunos litosferoclastos que hoy yacen contiguos no guardan relación genética, contrariamente a lo que cabría esperar de la teoría de tectónica de placas en sentido estricto, sino que han recorrido, casi con seguridad, grandes distancias desde diversas partes del mundo.

Plantearemos aquí cuatro cuestiones fundamentales. ¿Cómo identificar los distintos litosferoclastos que acrecieron hasta constituir la amalgama tectónica del oeste norteamericano? ¿Cómo establecer dónde se originaron los litosferoclastos y cuánto se han desplazado? ¿Cuáles son las relaciones estructurales entre los litosferoclastos acrecidos? ¿Cómo se agregaron éstos al borde continental en crecimiento?

Dar respuesta a esas preguntas exige una estrecha colaboración entre especialistas de diversas ramas de las ciencias que estudian la tierra. Geólogos, geofísicos y paleontólogos disponen, cada grupo, de métodos propios para identificar pedazos de la corteza terrestre transportados hasta su emplazamiento actual desde lugares muy distantes. Veamos un ejemplo, real y sencillo: la Baja California y la angosta franja de California situada al oeste de la falla de San Andrés se deslizan hacia el norte a una velocidad de unos 5 centímetros por año con respecto al resto de Norteamérica. De proseguir el avance, dentro de cincuenta millones de años las rocas de California habrán acrecido a lo largo del margen continental de Alaska.

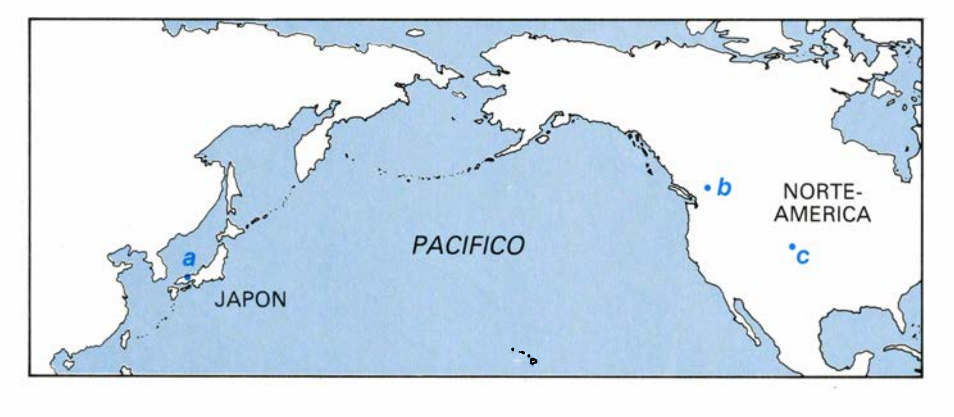
La discontinuidad entre las rocas "nativas" de Alaska y las rocas californianas "forasteras" se pondría de manifiesto por tres vías principales. Primero, habría discontinuidades abruptas en la serie rocosa, en forma de grandes fallas, lo que implicaría historias geológicas muy diferentes para litosferoclastos que entonces serían vecinos. Segundo, habría discontinuidades parecidas en los fósiles de plantas y animales; se distinguirían fácilmente, de las formas templado-frías de las rocas nativas de Alaska, las formas tropicales de las rocas desplazadas. Tercero, uno y otro tipo de roca mostrarían características magnéticas marcadamente diferentes. Cuando se enfría roca fundida, su magnetismo intrínseco queda alineado con el campo magnético terrestre local. Y así, las rocas formadas cerca del ecuador, donde las líneas de fuerza del campo magnético son casi horizontales, mostrarían una escasa inclinación paleomagnética; en cambio, las rocas nativas de Alaska, que se solidifican a latitudes altas, donde las líneas de fuerza del campo terrestre se sumergen, revelarían una fuerte inclinación paleomagnética.

A través de observaciones de los dos primeros tipos de anomalías (discontinuidades geológicas y paleobiológicas) se constató por primera vez que en el borde occidental de Norteamérica había litosferoclastos exóticos. La explicación según la cual aquellas anomalías podían resultar de enormes desplazamientos de grandes bloques corticales se fundaba en las notables discrepancias paleomagnéticas.

La ilustración de la página anterior muestra la distribución de los principales litosferoclastos en el oeste norteamericano. Se han identificado muchos litosferoclastos menores, pero no pueden representarse a esa escala. Cada litosferoclasto constituye una entidad geológica autónoma, caracterizada por una serie distintiva de rocas que difiere notablemente de la serie hallada en las rocas circundantes. Los litosferoclastos limitan en todos sus lados con grandes fallas; faltan estratos o rocas de transición que pudieran servir de unión de un litosferoclasto a otro.

Una serie única de acontecimientos geológicos definen al litosferoclasto; entre aquéllos: la deposición de rocas volcánicas y sedimentarias, la intrusión de rocas graníticas y movimientos terrestres, como plegamiento y fracturación. La formación de yacimientos minerales puede intervenir también en su historia geológica. El estudio de los litosferoclastos ha cosechado un valioso triunfo: desvelar por qué se interrumpen de repente determinados procesos de mineralización en lo que hoy se acepta como límites de litosferoclasto.

Uno de los primeros litosferoclastos identificados fue el de Cache Creek, en Columbia Británica (Canadá). Ya en 1950 M. L. Thompson y Harry E. Wheeler, de la Universidad de Washington, y W. K. Danner, del Wooster College, señalaron que ciertos microfósiles marinos, los fusulínidos, que se remontan al Pérmico (que transcurrió 290-250 millones de años atrás), se difundían ampliamente por la parte más occidental de Norteamérica y no guardaban semejanza alguna con las especies halladas más al este, en las Rocosas y en el centro del continente. Las formas occidentales pertenecían a especies distribuidas por China, Japón, las Indias Orientales y la península Malaya. Los fusulínidos asiáticos ayudan a definir la provincia faunística del Tetis, nombre del antiguo océano que se extendía al sudeste de la masa continental euroasiática. Las especies de fusulíni-

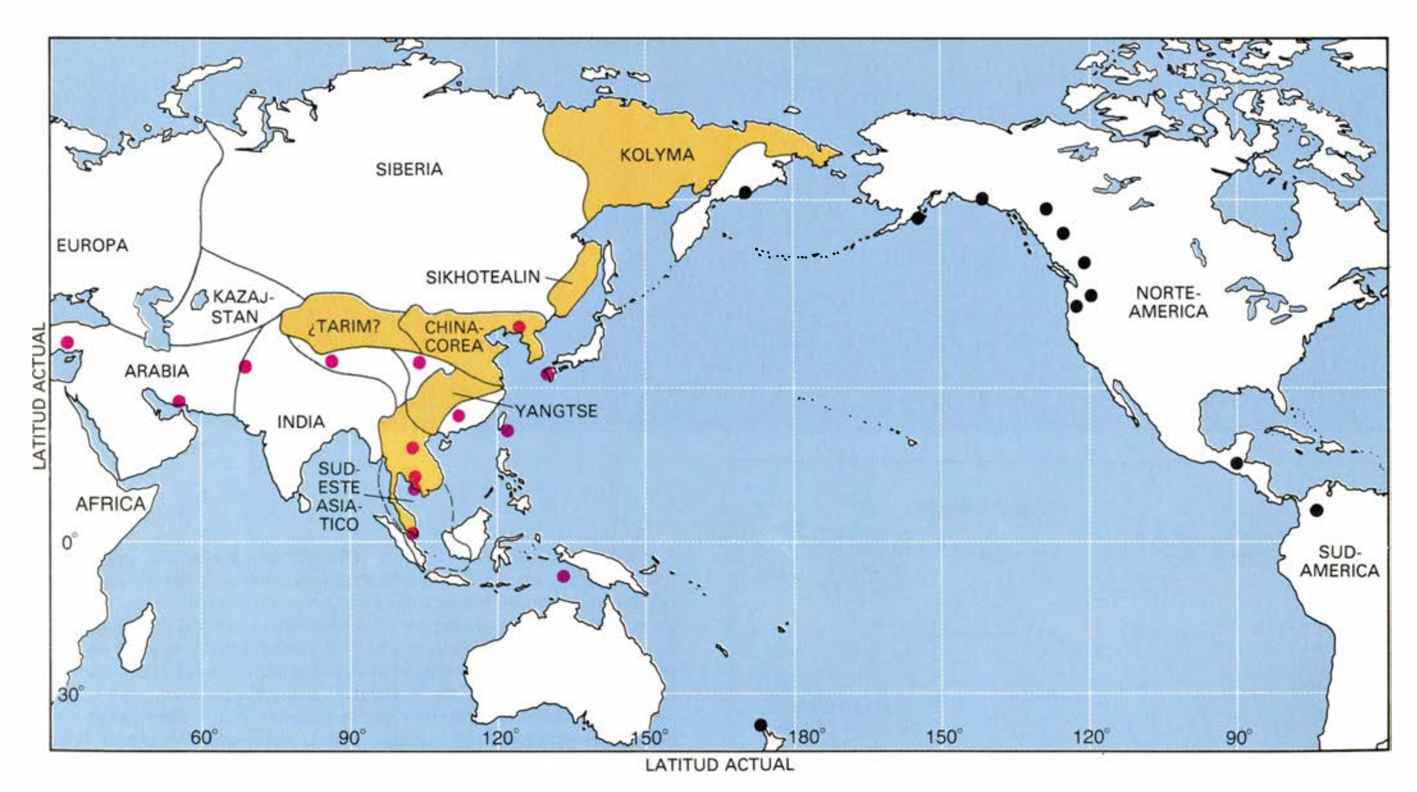




2. SON INDICIOS FOSILES de la traslocación de litosferoclastos las semejanzas y diferencias entre los fusulínidos, microfósiles marinos, hallados en rocas de lugares muy distantes. Los microfósiles se remontan al período Pérmico, intervalo que transcurrió hace 290-250 millones de años. Los microfósiles similares de los lugares *a* y *b* se describen como fusilínidos del Tetis, porque probablemente ambos proceden del antiguo océano Tetis (*véase la figura 3*). Se distinguen de los norteamericanos (*c*) por su morfología externa y su estructura interna. Evidentemente, los fusulínidos del océano Tetis que aparecen ahora en Norteamérica occidental recorrieron miles de kilómetros transportados por litosferoclastos.

PANTHALASSA
SIBERIA
KAZAJSTAN
EUROPA
¿TARIM?
SIKHOTE-ALIN
SUDESTE ASIATICO
KOLYMA
OCEANO TETIS
CHINA-COREA
YANGTSE
AFRICA
SUD-AMERICA
ARABIA
LATITUD (PERIODO PERMICO)
40°
20°
0°
0
30°
60°
90°
LONGITUD ARBITRARIA

3. RECONSTRUCCION DE LA REGION DEL TETIS hace 250 millones de años, durante el período Pérmico; muestra la posible disposición de varios bloques que posteriormente se agregaron al continente euroasiático. La región del Tetis constituía una provincia faunística ecuatorial indivisa, de la cual los fusulínidos son fósiles indicadores clave. En la ilustración inferior se perfila la ubicación actual de los bloques. Ambos mapas, dibujados por Andrew Tomko, se basan en estudios de M. W. McElhinny, de la Universidad Nacional Australiana, B. J. J. Embleton, de la División de Física Mineral de la Australian Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, y X. H. Ma y Z. K. Zhang, de la Academia China de Geología.



4. DISTRIBUCION ACTUAL de fusulínidos del Tetis en su territorio de origen, indicada por puntos coloreados. Su presencia en el extremo oriental de Siberia, Nueva Zelanda y el hemisferio occidental (*puntos negros*) prueba sin lugar a dudas la incidencia de dislocaciones tectónicas a gran escala de bloques corticales que antes tuvieron en la región del Tetis. Los bloques que se unieron a Eurasia se representan en las posiciones sugeridas por McElhinny.

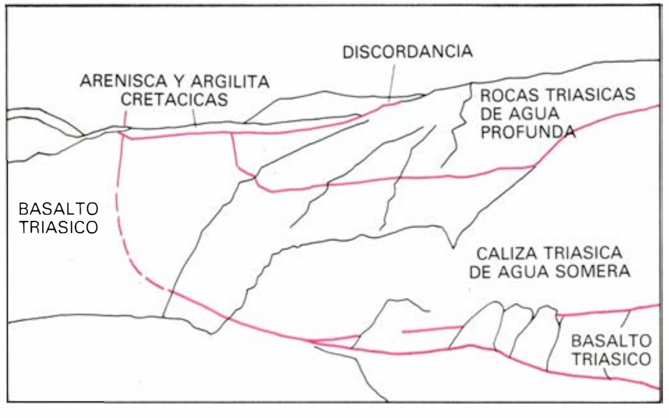
dos que se encuentran por Nevada, Texas y Kansas pertenecen al dominio faunístico norteamericano.

Según las primeras hipótesis, los exóticos fusulínidos del Tetis habrían llegado a Norteamérica occidental emigrando a través de un complejo sistema de estrechas "rutas marítimas", que de alguna manera habrían permitido el viaje de oeste a este, pero no a la inversa. Las rutas marítimas serían los equivalentes marinos de los "puentes continentales", a los que se invocaba antes de que la tectónica de placas explicara la distribución análogamente misteriosa de animales continentales. En 1968, J. Tuzo Wilson, de la Universidad de Toronto, sugirió que la presencia de fósiles marinos anómalos en Norteamérica podría justificarse admitiendo que el océano Pacífico hubiera estado un día cerrado, con lo cual Asia y Norteamérica habrían estado en contacto. Al reabrirse el Pacífico, virutas de Asia, con fósiles del Tetis, se habrían quedado adheridas al margen norteamericano del valle de fractura. Tal sucesión de cierres y aperturas de una gran cuenca oceánica, hoy conocida como ciclo de Wilson, está bien documentada para el Atlántico. Sin embargo, no hay pruebas, o son insuficientes, que apoyen un cierre completo de la cuenca pacífica, por lo menos en lo concerniente a los últimos centenares de millones de años.

En 1971, James W. H. Monger, del Servicio Geológico Canadiense, y Charles A. Ross, de la Universidad occidental de Washington, apuntaron la sencilla hipótesis de que los fusulínidos pérmicos del Tetis y las rocas en que se hallan se formaron durante el período Pérmico, cerca del ecuador, en el fondo oceánico. Luego, las rocas se transportaron hacia el norte, camino de Canadá, en una placa oceánica y terminaron por agregarse a Norteamérica en un proceso de acreción.

Para establecer el origen del litosferoclasto de Cache Creek de la Columbia Británica importa confirmar si los organismos marinos ecuatoriales de la fauna del Tetis se hallaban confinados en una única provincia ecuatorial o si se distribuían por todo el ecuador pérmico. Si se analiza gráficamente la distribución actual de los fusulínidos del Tetis, resulta evidente que los hallados en una faja que se extiende desde el Mediterráneo hasta Borneo, por el oeste, y posiblemente hasta Japón, por el este,





5. RISCO DE LAS MONTAÑAS WRANGELL, a unos 400 kilómetros al este de Anchorage, Alaska, que encierra una historia de 100 millones de años del litosferoclasto de Wrangellia. En el mapa de la izquierda se indican los principales accidentes geológicos de la fotografía. Las rocas más antiguas, que se remontan al Triásico, hace de ello unos 240 millones de años, se formaron, en un arco insular, en el antiguo Pacífico. Los depósitos calcáreos, estratificados en delgadas tablas, de unos 1200 metros de potencia, albergan los esqueletos de organismos marinos de agua somera que iban sedimentándose en la plataforma basáltica conforme ésta subsidía lentamente durante el Triásico. La caliza quedó luego cubierta principalmente por sedimentos de organismos de agua profunda, como esponjas y radiolarios. La sierra de la izquierda, de areniscas y argilitas de agua somera, se depositó durante el Cretácico, hace unos 120 millones de años. Los autores postulan que los estratos triásicos se plegaron y fallaron luego cuando Wrangellia encalló en Norteamérica.

son indígenas. Sus aguas ancestrales fueron el Tetis, que durante el Pérmico quedaba entre la India, el Tibet, Australia y Africa, al sur, y Europa y Asia, al norte.

El Tetis comprendía por lo menos cinco masas insulares de consideración, que luego se adosaron al margen oriental de Asia, desde las proximidades del ecuador actual hasta nuestro mar de Bering. Todas esas regiones acrecidas contienen fusulínidos del Tetis. Igualmente importante es la observación de que en las rocas pérmicas ecuatoriales indígenas del hemisferio occidental no hay fusulínidos del Tetis. La dispersión que hoy día presentan esos microfósiles no se debe ciertamente a una migración faunística durante el Pérmico, sino a un desplazamiento ulterior de los litosferoclastos pérmicos que originariamente se formaron en la cuenca del Tetis, y en la que los fusulínidos se depositaron y fosilizaron.

Esta explicación sencilla sobre el origen de los enigmáticos fósiles del litosferoclasto de Cache Creek conlleva una implicación importante. Las rocas con fusulínidos exóticos se hallan, tierra adentro, a 500 kilómetros de la costa norteamericana. Si realmente las rocas eran de origen exótico, como pensaban Monger y Ross, cabe sospechar que las rocas contiguas occidentales más próximas al mar también debían ser exóticas. Tal suposición está recibiendo amplia confirmación.

Muchas de las rocas paleozoicas y mesozoicas de entre 590 y 65 millones de años de edad halladas en partes de Alaska, Columbia Británica, Washington, Oregón, Nevada occidental, California y México occidental carecen de conexiones obvias con el viejo cratón, o núcleo, de Norteamérica. El antiguo borde occidental norteamericano de la última época, cuando el margen continental era todavía de tipo pasivo, puede esbozarse con precisión razonable a partir de criterios tanto litológicos (de tipos de rocas) como geoquímicos. Una característica importante de este margen es la presencia de rocas de zócalo bajo potentes formaciones sedimentarias paleozoicas, derivadas de fuentes continentales y depositadas en agua profunda. En contraste con esta serie, los litosferoclastos hallados al oeste del antiguo borde de Norteamérica son de rocas propias de arcos insulares, corteza oceánica y sedimentos derivados de ellos.



6. AFLORAMIENTO DE ESTRATOS del litosferoclasto de Chulitna, que está situado a unos 60 kilómetros al noroeste del límite norte del litosferoclasto de Wrangellia. Se aprecia una secuencia distintiva de rocas que no se encuentra en ninguna otra parte de Alaska ni en zonas más meridionales de Norteamérica. La sección que se recoge en la fotografía aparece plegada y tumbada, de modo que las rocas más antiguas son las listadas, claras y oscuras, de la izquierda. Son de fines del Triásico; los estratos claros son basalto y, los oscuros, caliza. Están deposicionalmente cubiertos a la derecha por las capas rojas de fines del Triásico (arenisca y conglomerado). Las rocas pardas, que quedan más a la derecha, son areniscas y argilitas de agua somera plagadas de fósiles marinos de poca profundidad del Triásico tardío. Seguramente los estratos se tumbaron hasta invertirse cuando el litosferoclasto de Chulitna llegó a Alaska, hace 90 millones de años. El relieve vertical es de 600 metros. Las fotografías de ambas páginas las tomó uno de los autores (Jones).

Un indicador geoquímico clave del límite entre corteza continental antigua y rocas exóticas de afinidad oceánica es el cambio en la proporción de dos isótopos del estroncio: el estroncio 87 y el estroncio 86. En corteza continental antigua de edad precámbrica (de más de 590 millones de años) el cociente estroncio 87/estroncio 86 es alto, mientras que en corteza oceánica es bajo. Tal cambio distintivo en la razón entre isótopos sirve de indicador, y se ajusta bien a la discontinuidad litológica observada.

El borde del continente antiguo definido por los dos indicadores coincidentes queda a cientos de kilómetros al este del actual margen continental. Ello significa que todas las rocas situadas al oeste del viejo borde continental se han ido añadiendo mediante algún proceso de acreción. La mayor parte de la acreción tuvo lugar durante un período relativamente breve, que se extiende desde hace unos 200 millones de años hasta hace unos 50 millones de años. Creemos que, en ese intervalo de 150 millones de años, se desplazaron fragmentos exóticos procedentes de fuentes no determinadas del Pacífico y se agregaron al borde occidental de Norteamérica. Se han identificado ya más de 100 fragmentos de muy diverso origen.

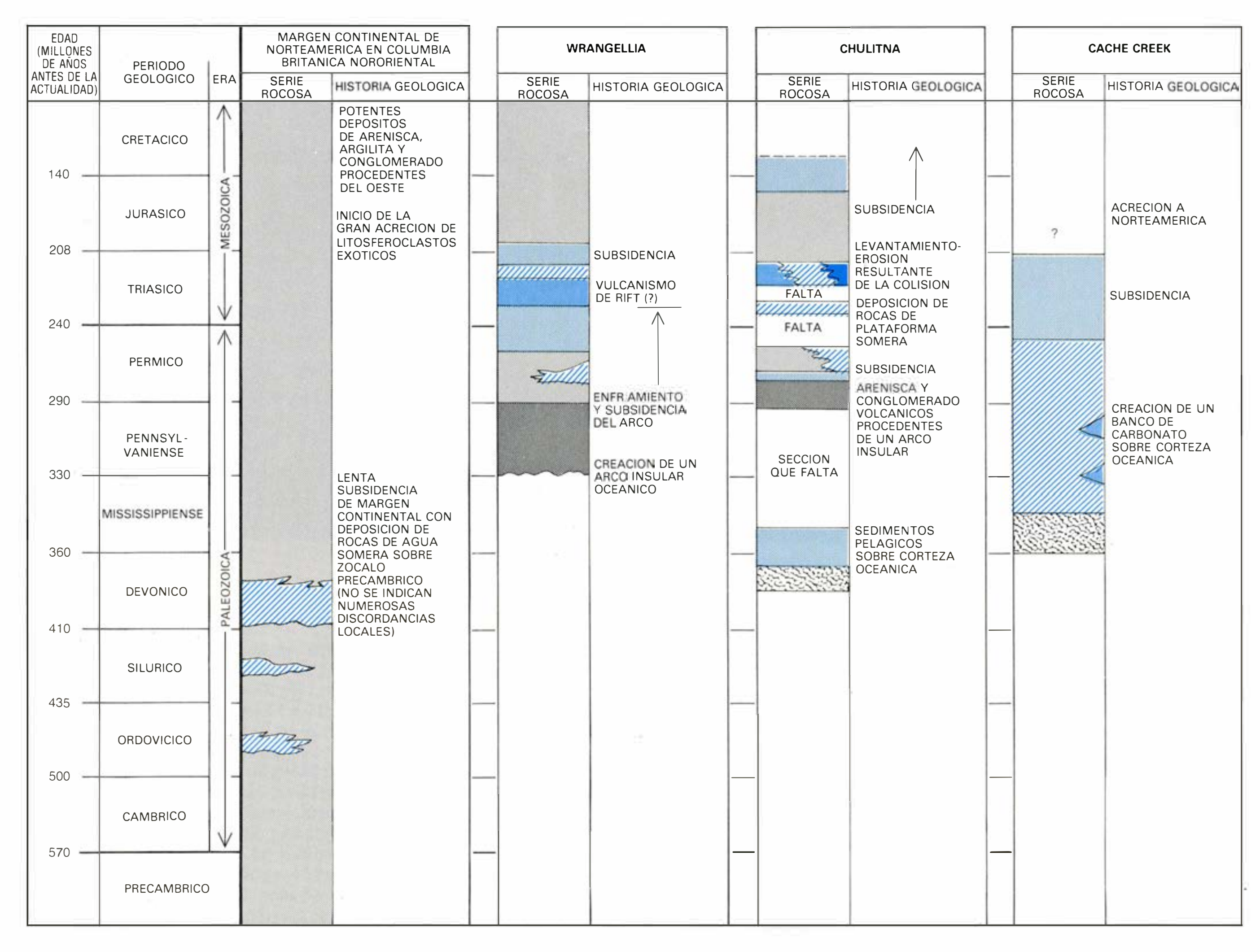
Los litosferoclastos pueden encuadrarse satisfactoriamente en cuatro categorías generales: estratificados, desorganizados, metamórficos y compuestos. Los estratificados se caracterizan por poseer series estratigráficas coherentes en las que puede demostrarse el orden de deposición entre unidades litológicas sucesivas. Pueden o no conservarse las rocas del zócalo. Las series rocosas de los litosferoclastos estratificados pueden subdividirse en tres grandes subcategorías, según que el origen de las rocas sea predominantemente de corteza continental, de corteza oceánica o de arco insular volcánico. Si los litosferoclastos han atravesado una historia tectónica compleja, los estratos presentarán una sucesión de tipos corticales de esos.

Los fragmentos de continentes, la subcategoría primera, se caracterizan por la presencia de un zócalo precámbrico bajo una serie de sedimentos de agua somera de edad paleozoica y mesozoica. Esta subcategoría incluye rocas sedimentarias de afinidad continental que han quedado despegadas de su sustrato basal.

Los fragmentos de corteza oceánica, la segunda subcategoría, se caracterizan por series de roca fundida extruida, típica de corteza oceánica, cubiertas en general por capas de nódulos (chert) silícicos, compuestos principalmente por esqueletos de radiolarios (protozoos). Esta subcategoría incluye depósitos de profundidad que han quedado despegados de su sustrato basal.

Los fragmentos de arcos volcánicos, la tercera subcategoría, son litosferoclastos estratificados, en cuya composición entran, sobre todo, rocas volcánicas o las raíces plutónicas (ígneas profundas) de arcos insulares volcánicos, junto con restos sedimentarios originados a partir de volcanes. Las rocas de esta subcategoría tienen una composición parecida a la de arcos volcánicos hoy activos, como el de las Aleutianas.

La segunda categoría general, los litosferoclastos desorganizados, está representada por bloques de litología y edad heterogéneas, en general inmersos en una matriz de argilita triturada o serpentinita (roca pobre en sílice, aun-



que rica en hierro y magnesio). La mayoría de estos litosferoclastos encierran fragmentos de corteza oceánica, bloques de caliza de agua somera, nódulos (chert) de agua profunda y paquetes de grauvaca ("arenisca sucia") que llevan incorporados lentejones de conglomerado. Muchos litosferoclastos desorganizados incluyen además esquistos azules (roca metamórfica formada a alta presión), que pueden ser indígenas o exóticos.

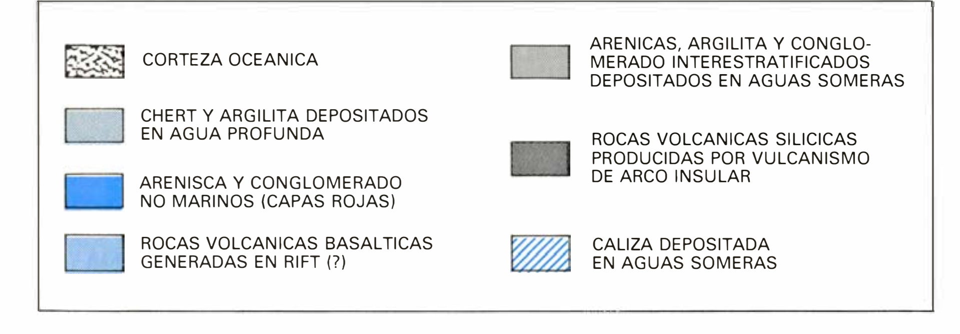
Los litosferoclastos compuestos, la tercera categoría general, son conjuntos de dos o más litosferoclastos diferenciados que se amalgamaron y luego compartieron una historia geológica común antes de agregarse a Norteamérica. La categoría cuarta, litosferoclastos metamórficos, son rocas que han estado sujetas a cambios geológicos que han afectado a la totalidad del litosferoclasto antes o después de haberse agregado a Norteamérica, y presentan el desarrollo de minerales de un grado tal de metamorfismo que los rasgos y relaciones estratigráficos originarios han quedado enmascarados.

El tamaño de los litosferoclastos varía mucho. Algunos ocupan decenas de millares de kilómetros cuadrados; otros, escasos centenares. Muchos que llegaron en un solo bloque se fragmentaron luego y hoy aparecen en pedazos separados que pueden correlacionarse estratigráficamente.

El hecho más destacable que revela el análisis de los diversos litosferoclastos es que todos ellos registran una historia geológica significativamente distinta de la de sus vecinos. En la mayoría de los casos, las diferencias son tan pronunciadas que resultaría inconcebible que las rocas de litosferoclastos contiguos se hubieran formado en zonas próximas. Tales diferencias se manifiestan claramente cuando dos litosferoclastos de Alaska meridional –los de Wrangellia y Cache Creek– se comparan entre sí y con el margen occidental estable de Norteamérica [*véase la figura número 7*]. Las rocas de Cache Creek son gruesas series de calizas de agua somera de fines del Paleozoico depositadas directamente sobre corteza oceánica. De las rocas identificadas en Wrangellia, las más antiguas son, en cambio, una potente serie de rocas volcánicas de fines del Paleozoico, características de arcos insulares, cubiertas por una serie delgada de argilitas, areniscas y calizas marinas de agua somera. Los fusulínidos pérmicos de estas calizas difieren totalmente de las formas del Tetis de la misma edad contenidas en el cercano litosferoclasto de Cache Creek, lo que indica que el de Wrangellia se originó fuera del dominio del Tetis, presumiblemente más al este, en el océano Panthalassa, el predecesor del Pacífico.

Sobre las rocas marinas fosilíferas de fines del Paleozoico de Wrangellia se tiende bruscamente una gruesa serie de basalto volcánico. Las primeras coladas de lava parecen haberse formado bajo el nivel del mar, pero la acumulación volcánica pronto emergió de las aguas circundantes. Finalmente llegó a constituir de 100.000 a 200.000 kilómetros cúbicos de basalto. Sigue envuelta en el misterio la fuente de esta masa volcánica, pero cabe la posibilidad de una relación con la fracturación en rift de un fondo marino antiguo. La emanación de basalto terminó en las postrimerías del período Triásico; toda la meseta se hundió por debajo del nivel del mar. Las rocas sedimentarias más antiguas que coronan el basalto recuerdan los depósitos carbonados someros de marea que se forman hoy en aguas tropicales, como las del golfo Pérsico. Con el hundimiento progresivo, los depósitos de carbonato se fueron cubriendo gradualmente de depósitos de agua profunda, en los que abundan restos de fauna bentónica. En estos sedimentos postvolcánicos no se observan detritus de origen continental. Sospechamos que, en aquella época, Wrangellia estaba aislado en medio del océano, probablemente cerca del ecuador. Había comenzado su larga deriva hacia el norte.

Próximo a Wrangellia y Cache Creek, en la parte surcentral de Alaska y difiriendo sorprendentemente de ambos, se halla el pequeño litosferoclasto de Chulitna. Con apenas 50 kilómetros de longitud, Chulitna registra una historia dilatada y compleja de sedimentación oceánica y continental, única en la geología de Norteamérica. Sus rocas más antiguas son lavas basálticas y rocas plutónicas alteradas, típicas de la corteza oceánica, junto con rocas formadas a partir de sedimentos del océano profundo. Entre las rocas de fines del Paleozoico y principios del Mesozoico hay conglomerados procedentes de un arco insular, además de rocas carbonatadas de agua somera. Dado que esta serie no contiene detritus continentales debe formar parte de una isla mesoceánica. Las condiciones cambia-



7. HISTORIA GEOLOGICA DE TRES LITOSFEROCLASTOS EXOTICOS: Wrangellia, Chulitna y Cache Creek. Las secuencias son distintas y difieren, a su vez, de la historia del antiguo margen continental de Norteamérica. Partiendo en cada caso de las rocas más antiguas, las secuencias pueden interpretarse del modo siguiente. Las rocas norteamericanas depositadas hace entre 570 y unos 200 millones de años son características de márgenes continentales pasivos, lo que indica que durante todo ese período la costa occidental subsidía lentamente, como lo hace hoy la costa oriental. Más tarde el margen entró en actividad: las placas oceánicas pacíficas empezaron a subducirse bajo el borde occidental del continente. El litosferoclasto de Wrangellia se originó hace unos 300 millones de años a modo de arco insular generado por actividad volcánica a gran distancia de cualquier continente. Ya frío y hundido, el arco se cubrió, primero, de sedimentos someros y, luego, de sedimentos de agua profunda. Hace unos 220 millones de años el litosferoclasto se cuarteó y cubrió de gruesos depósitos de basalto, estableciendo una plataforma volcánica y, en un momento dado, una isla volcánica. Con el tiempo, la isla se hundió y se cubrió de depósitos de caliza y argilita, ambas de origen marino. Los sedimentos más antiguos de origen continental se depositaron durante el período Cretácico, cuando Wrangellia comenzó su colisión con Norteamérica. En el litosferoclasto de Chulitna el registro geológico empieza mucho antes, en el período Devónico, con la formación de corteza oceánica y la deposición subsiguiente de sedimentos pelágicos (de oceáno profundo). Sedimentos volcánicos de grano grueso procedentes de un arco insular cubrieron los depósitos pelágicos, que a su vez soportaron calizas de agua somera pérmicas y de principios del Triásico. Algo después, el litosferoclasto recibió sedimentos continentales groseros que formaron las prominentes capas rojas de la ilustración número 6. Los sedimentos pueden registrar la encalladura originaria de Chulitna contra Norteamérica a una latitud baja. Actividad tectónica posterior levantó seguramente el litosferoclasto de su punto original de choque. Siguió un período de subsidencia y luego de transporte hacia el norte, hasta el sitio de acreción final en Alaska. La historia del litosferoclasto de Cache Creek empezó hace unos 350 millones de años con la formación de corteza oceánica y la deposición de millares de metros de caliza de agua somera, rica en fusulínidos pérmicos del Tetis. Durante el Triásico la plataforma calcárea prosiguió la subsidencia y se cubrió de depósitos de agua profunda. En el Jurásico, hace 180 millones de años, Cache Creek completó su viaje desde el Pacífico occidental y atracó finalmente en Columbia Británica.

ron repentina y espectacularmente en el Triásico tardío (243-213 millones de años atrás) con la súbita afluencia de grandes cantidades de detritus de grano grueso ricos en cuarzo mezclados con fragmentos del propio zócalo oceánico del litosferoclasto. Estos depósitos dan fe de la encalladura del litosferoclasto de Chulitna en el borde del continente norteamericano.

Todos los indicios demuestran que el litosferoclasto de Chulitna experimentó un cambio profundo durante el Triásico: de un contexto estrictamente oceánico pasó a incorporarse a un margen continental. En el transcurso de la colisión, plegamientos intensos, fracturación y levantamiento provocaron la erosión del zócalo oceánico del litosferoclasto, así como la mezcla de los detritus con material procedente del continente adyacente. Ninguno de estos espectaculares acontecimientos se registra en las cercanas rocas de Wrangellia. Aunque ambos litosferoclastos se hallan hoy contiguos, desarrollaron una historia dispar.

No sabemos todavía dónde se formó el litosferoclasto Chulitna. Su estratigrafía y tectónica se apartan por completo de los demás litosferoclastos identificados en Norteamérica. Dos líneas independientes de pruebas apuntan a un origen localizado bastante más al sur. Primero, en Chulitna hay gruesos paquetes de sedimentos triásicos rojizos ("capas rojas"), cuyos únicos homólogos se ubican, casi exclusivamente, en pleno sur, allende la frontera entre los Estados Unidos y Canadá. Segundo, los fósiles triásicos de las capas rojas de Chulitna, y subyacentes a ellas, se parecen a formas conocidas únicamente en latitudes meridionales.

Las notorias diferencias geológicas que presentan los dos vecinos Chulitna y Wrangellia son sólo dos de los numerosos ejemplos que cabría citar. Lo esencial es que cada litosferoclasto registra una sucesión única de acontecimientos históricos que no pueden duplicarse en detalle en ningún otro lugar de Norteamérica. La discriminación de litosferoclastos es razonablemente objetiva; se basa íntegramente en los datos geológicos conservados. Con todo, el significado de las diferencias que se observan entre los distintos litosferoclastos y entre los litosferoclastos y el antiguo continente de Norteamérica es objeto de continuo análisis e interpretación. Las preguntas más apremiantes son: ¿Dónde se originaron los litosferoclastos? ¿Cuándo se trasladaron y qué trayectoria siguieron? Los estudios paleomagnéticos nos ofrecen hoy nueva información al respecto.

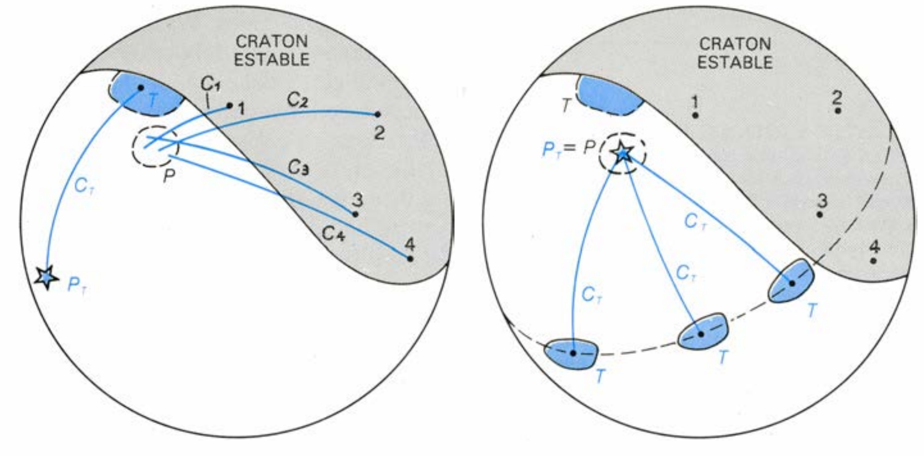
La clave para medir el movimiento de los litosferoclastos reside en el análisis minucioso del magnetismo que quedó fijado en las rocas ígneas basálticas, y de otros tipos, en el momento de solidificarse a partir del estado fundido. Como se ha dicho, el vector magnético de las rocas en el momento de su formación es más o menos horizontal cerca del ecuador, y se inclina progresivamente a medida que aumenta la distancia al ecuador, hacia el norte o hacia el sur. La orientación del vector magnético también la describe un segundo valor: la declinación, el ángulo abierto entre el vector y el norte franco.

La inclinación paleomagnética revela la distancia que separaba a las rocas del polo norte geográfico cuando se formaron. Se deduce a partir de una sencilla ecuación basada en el supuesto de que el campo geomagnético puede representarse por un dipolo magnético, o barra imantada, alineado con el eje de rotación de la tierra. Para cualquier momento dado, ello no es exactamente cierto, por cuanto el campo geomagnético despliega una variación considerable. De todos modos, el supuesto del dipolo es válido si se toma una inclinación promedio a partir de estratos rocosos cuya edad abarque un lapso de varias decenas de millares de años, por lo menos. Así pues, con los datos paleomagnéticos cabe establecer a qué latitud quedaron formadas las rocas por vez primera, con una precisión de unos cinco grados.

El segundo valor, la declinación paleomagnética, establece una dirección del paleonorte que apunta hacia el antiguo polo geográfico y magnético. Al igual que ocurre con la inclinación, los valores significativos de la declinación se obtienen de direcciones paleomagnéticas medias correspondientes a rocas que abarcan un período considerable de tiempo. La precisión en la determinación de la declinación varía con la latitud original de formación y es máxima para rocas formadas cerca del antiguo ecuador.

Una vez obtenidas la inclinación y declinación paleomagnéticas de un lugar para rocas de una edad prefijada, deducir el polo es mero ejercicio de geometría esférica. La declinación indica que, cuando se formaron las rocas, el polo antiguo se hallaba en algún punto de un círculo máximo que pasaba por el lugar en cuestión y que se desviaba de la dirección actual de norte franco un número de grados igual a la declinación. La inclinación revela la distancia al antiguo polo cuando las rocas se solidificaron. Se presupone que en el pasado remoto coincidían las posiciones medias de los polos paleomagnético y geográfico, como ha ocurrido en el ayer más reciente. Dado que la placa norteamericana ha ido moviéndose con respecto al eje de rotación terrestre, el polo, visto desde Norteamérica, parece haberse desplazado.

Veamos un ejemplo de cómo puede

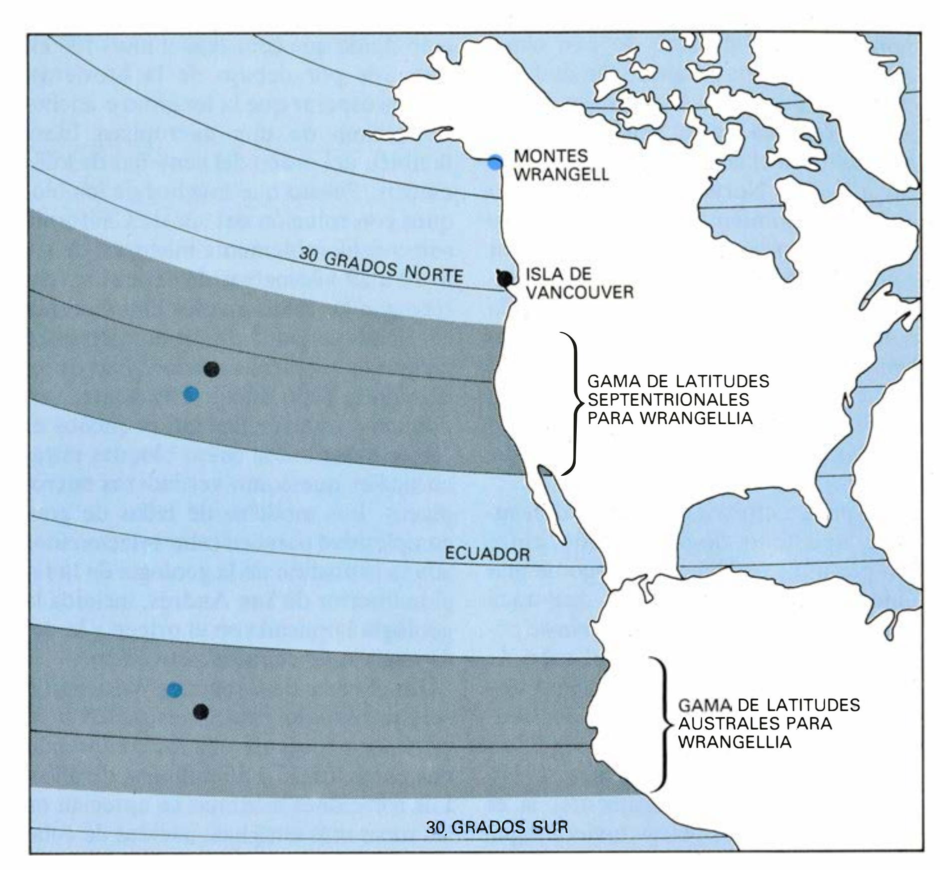


8. ESTUDIOS PALEOMAGNETICOS prueban que algunos litosferoclastos, como el de Wrangellia por ejemplo, se han alejado mucho de su lugar de origen. Las rocas, al solidificarse, quedan magnetizadas en una dirección definida por dos componentes: declinación e inclinación. La declinación apunta hacia la situación del polo magnético; la inclinación está relacionada con la pendiente de las líneas de fuerza del campo magnético terrestre: horizontales en el ecuador, se inclinan progresivamente hacia los polos. Refleja ésta la distancia, *C*, entre la roca y el antiguo polo. La declinación e inclinación paleomagnéticas medidas en varios lugares de muestreo (*1, 2, 3, 4*) del cratón estable permiten fijar la dirección y la distancia, y por consiguiente la posición, del polo cratónico medio, *P* (*izquierda*). Se analizan rocas de la misma edad del posible litosferoclasto *T* para obtener un polo paleomagnético P_T correspondiente al litosferoclasto (*estrella de la figura izquierda*). Puesto que en cualquier momento la tierra no tiene más que un polo norte paleomagnético, cuando se formaron las rocas la posición de P_T debió de coincidir con *P* (*derecha*). Es evidente que el litosferoclasto se originó en algún lugar del círculo menor de radio C_T.

revelar el paleomagnetismo si un litosferoclasto de edad triásica, pongamos por caso, está desplazado con respecto a una Norteamérica estable. Primero se determina la posición media del polo paleomagnético triásico con rocas recogidas en la parte estable del continente. Se calcula luego la inclinación paleomagnética de rocas triásicas en el litosferoclasto de interés. Esta medición establece la paleolatitud, o distancia al polo, del litosferoclasto durante el Triásico. Por consiguiente, el litosferoclasto debía quedar en algún punto de un círculo de aquella paleolatitud centrado en el paleopolo triásico medio correspondiente al continente estable. Si el círculo pasa por el lugar de donde se han tomado las rocas, el litosferoclasto no está desplazado, salvo posibles movimientos a lo largo del círculo.

Estudios de este tipo efectuados en Canadá occidental por Raymond W. Yole, de la Universidad de Carleton, y Edward Irving, del Ministerio Canadiense de Energía, Minas y Recursos, en Alaska por Duane R. Packer y David B. Stone, de la Universidad de Alaska, y J. W. Hillhouse, del Servicio Geológico de los Estados Unidos, y en Washington, Oregón y California por uno de nosotros (Beck) han establecido que muchos de los litosferoclastos de Norteamérica occidental se han desplazado hacia el norte miles de kilómetros. Los resultados paleomagnéticos de Wrangellia resultan particularmente llamativos. Muestras de este litosferoclasto recogidas en la isla de Vancouver, en Columbia Británica, y en los montes Wrangellia de Alaska, prueban que las rocas de ambos lugares, distantes hoy 2500 kilómetros, se formaron cerca del ecuador triásico, a la misma latitud. Su actual separación se debe a la fragmentación en fallas de desgarre, de salto según la dirección, durante su acreción a Norteamérica, y después de ella, lo que parece haber despegado a Wrangellia en un arrastre de dirección norte-sur.

Otro resultado sorprendente de los estudios paleomagnéticos proviene de la determinación de las declinaciones. Se ha descubierto que muchos de los litosferoclastos del borde occidental de Norteamérica han experimentado rotación, la mayoría en el sentido de las agujas del reloj, y algunos más de 70 grados. En algunos de estos litosferoclastos las rotaciones urgen una reinterpretación de la geología local. Por ejemplo, en la cordillera costera de Oregón, los sedimentos marinos depositados durante la época eocena revelan la dirección de las corrientes del fondo oceánico. A falta de información paleomagnética se interpretó que las corrientes discurrían hacia el norte, paralelas a los márgenes continentales actuales. Estudios paleomagnéticos de Robert W. Simpson, del Servicio Geológico de los Estados Unidos, y de uno de nosotros (Cox) demuestran, en cambio, que las rocas que llevan impresas las corrientes de fondo han girado en el sentido de las agujas del reloj más de 50 grados desde su formación, de modo que el sentido real de las corrientes de fondo eocénicas era hacia el noroeste, alejándose de la costa.



9. LUGAR DE ORIGEN DEL LITOSFEROCLASTO DE WRANGELLIA, que ha quedado circunscrito, gracias a pruebas paleomagnéticas, a dos regiones probables, según Raymond W. Yole, de la Universidad de Carleton, y Edward Irving, del Departamento Canadiense de Energía, Minas y Recursos. Se estudiaron dos localidades del litosferoclasto: una en los Montes Wrangell, de Alaska, y la otra en la isla Vancouver, de Columbia Británica. Las rocas de ambos sitios se originaron a finales del Triásico, formando parte de una isla del Protopacífico, a unos 16 grados de latitud, al norte o al sur del ecuador triásico. Permitiendo un cierto margen de error, los datos paleomagnéticos establecen que Wrangellia se encontraba en una de las dos bandas sombreadas. Que el lugar de origen del litosferoclasto estuviera al norte o al sur del ecuador depende de que el magnetismo de las rocas triásicas quedara "congelado" cuando la polaridad del campo magnético terrestre era "normal" (como la de hoy) o cuando era inversa. Indicios indirectos parecen apuntar a la segunda posibilidad, que correponde a la banda más austral.

En un litosferoclasto que no haya experimentado rotación, la declinación paleomagnética apuntará hacia el polo paleomagnético establecido a partir de rocas de la misma edad en la zona no perturbada del continente. Si un litosferoclasto ha girado, la declinación de sus rocas no coincidirá con la declinación media determinada a partir de la porción estable del continente. En sus investigaciones de campo desplegadas en Washington, Oregón y California, uno de nosotros (Beck) llegó a la conclusión, en 1976, de que muchos litosferoclastos habían girado en el sentido de las manecillas del reloj.

Se ha detectado rotación tanto en litosferoclastos asociados como en no asociados a grandes desplazamientos latitudinales. Las rotaciones de los litosferoclastos trasladados pueden atribuirse con cierta lógica a cambios de orientación en el transcurso del desplazamiento y varadura del litosferoclasto. Las rotaciones de los litosferoclastos que apenas se han desplazado resultan menos fáciles de explicar. Daremos dos ejemplos.

En California meridional, Bruce P. Luyendyk y Marc J. Kamerling, de la Universidad de California en Santa Bárbara, han medido rotaciones en el sentido de las agujas del reloj de más de 60 grados en rocas de sólo 13 millones de años de antigüedad. ¿Qué fuerzas tectónicas pudieron producir rota-

ciones a una velocidad de casi cinco grados por millón de años? Sin duda, la causa última deberá buscarse en la deformación producida por el deslizamiento hacia el noroeste de la placa pacífica junto a Norteamérica. El sentido de este movimiento se describe como dextrógiro, por cuanto un observador colocado en cualquiera de las dos placas vería a la otra placa avanzar hacia la derecha. La cuestión estriba en descubrir el mecanismo preciso mediante el cual el cizallamiento dextral a través de la falla de San Andrés crea la rotación observada en el sentido de las agujas del reloj.

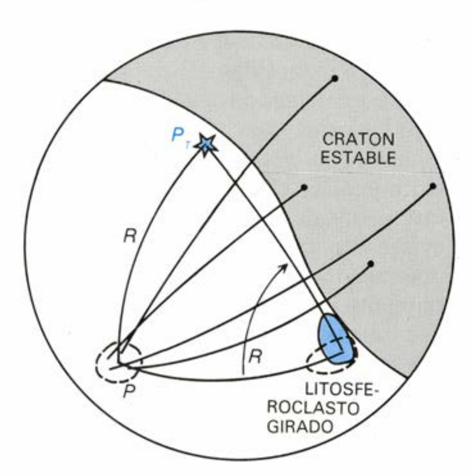
En pura tectónica de placas se presupone que todo desplazamiento entre dos placas se produce a lo largo de una única falla. Por consiguiente, si se traza una línea recta a través de un borde como la falla de San Andrés, al cabo de un millón de años la línea se habrá dislocado unos 50 kilómetros, y los segmentos de línea de cada placa seguirían siendo rectos y paralelos entre sí. No habría rotación. Análogamente, si el movimiento de las placas tuviera lugar mediante una serie de fallas paralelas, la línea quedará simplemente descompuesta en una serie de peldaños paralelos, también sin rotación.

Una posibilidad es considerar microplacas los bloques corticales de California meridional que han sufrido rotación. Tales placas pueden definirse como segmentos de litosfera (la parte superior rígida de la corteza terrestre) que se han desplazado con respecto a placas adyacentes a lo largo de un juego completo de fallas limítrofes que se extienden hasta la astenosfera (la región fluida que comienza a unos 100 kilómetros por debajo de la litosfera). Cabría esperar que la longitud o anchura mínima de una microplaca fuera también del orden del centenar de kilómetros. Puesto que muchos de los bloques con rotación del sur de California son considerablemente menores, de sólo 10 a 20 kilómetros de extensión, parece que las fallas que los limitan están confinadas a los 15 primeros kilómetros de la frágil corteza superior, y no penetran en la capa dúctil subyacente. Los dominios rotacionales tan pequeños es mejor describirlos como bloques intracorticales que como verdaderas microplacas. Los modelos de fallas de gran complejidad parecen estar relacionados con la evolución de la geología de la región inferior de San Andrés, incluida la geología implicada en el origen y la deformación de cuencas petrolíferas.

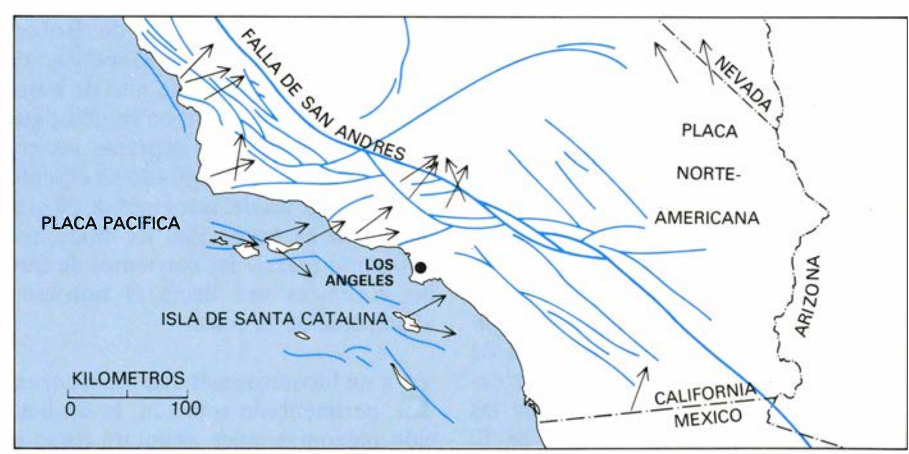
En el oeste de Oregón y Washington se han medido rotaciones de 25 a 70 grados en rocas de edades comprendidas entre los 30 y 55 millones de años. Las rotaciones máximas se aprecian en las rocas más antiguas, nacidas de coladas de lava y sedimentos originariamente emplazados en el fondo oceánico y que hoy están adosados al borde occidental del continente, constituyendo la cordillera costera de Oregón. La cordillera Cascade, situada al este de aquélla, y más moderna, ha girado unos 25 grados en el sentido de las agujas del reloj.

El contexto tectónico de la parte occidental de Oregón difiere completamente del observado en el sur de California. Registra menor número de seísmos y las formaciones geológicas no se han desorganizado tanto por fallas. J. Magill, de Stanford, y uno de nosotros (Cox) creemos que las rotaciones observadas en la parte occidental de Oregón se produjeron en dos fases y por procesos tectónicos separados. La primera fase de rotación ocurrió hace de 55 a 40 millones de años, cuando se estaba agregando al continente corteza oceánica, que es la parte más antigua de la cordillera costera. La segunda fase empezó hace unos 20 millones de años y acompañó al bien documentado adelgazamiento y estiramiento de la corteza en el transcurso de la extensión de la provincia Basin and Range del este de Oregón y Nevada. No se ha establecido aún si los bloques con torsión del oeste de Oregón y Washington son verdaderas microplacas o son sólo bloques someros de corteza despegados de la litosfera subyacente. La gran longitud de los dominios rotacionales en Oregón sugiere que puede tratarse aquí de microplacas; en Washington los dominios rotacionales son menores, lo que induce a pensar en alguna forma de desemparejamiento respecto del resto de la litosfera.

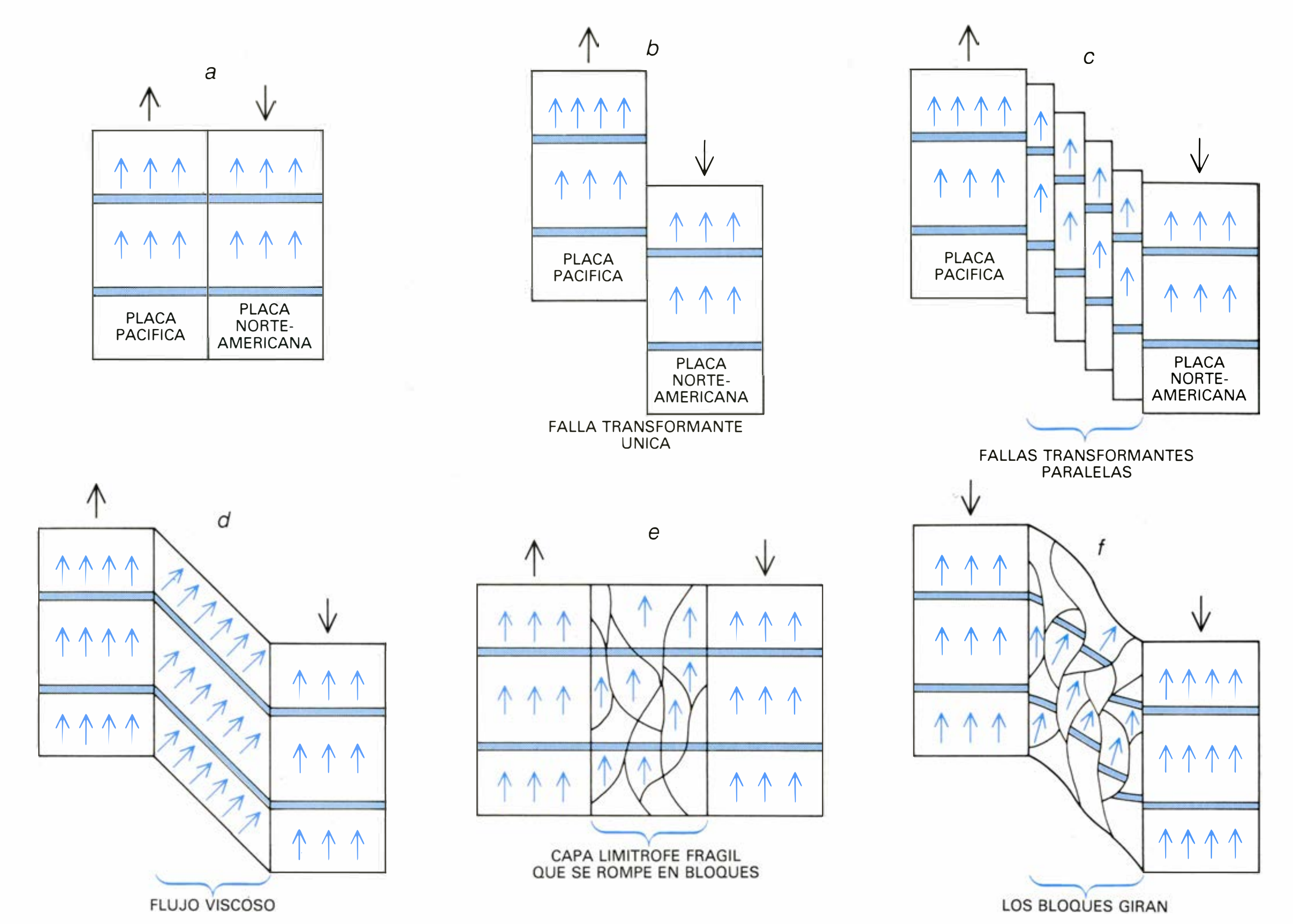
Al teorizar sobre cómo se adosaron a Norteamérica los litosferoclastos podemos partir de varias observaciones. La primera es que, contrariamente a lo que cabría esperar, el borde delantero de un litosferoclasto ya acrecido no adquiere la forma de suturas típica de las zonas de subducción. En una zona de subducción, el borde de una placa oceánica se sumerge según un ángulo abrupto bajo el margen continental. Los bordes del litosferoclasto adquie-



10. CUANDO UN LITOSFEROCLASTO GIRA cierto ángulo, *R*, después de que se haya impreso en sus rocas la orientación magnética, la posición que corresponde aparentemente al polo paleomagnético muestra un giro análogo. Gracias a los datos que ofrece el cratón estable se sabe que el polo estaba en la posición *P*. La rotación del litosferoclasto sitúa engañosamente al polo en P_T, y no en *P*.



11. LAS GRANDES ROTACIONES experimentadas por rocas de la zona meridional de California se han deducido a partir de las declinaciones paleomagnéticas, que se apartan mucho de la declinación del cratón; ésta viene a ser de norte franco. La edad de las rocas oscila entre los 10 y los 26 millones de años, período en cuyo transcurso se sabe que la dirección del polo cambió muy poco. Las rocas que han girado quedan todas al oeste de la falla de San Andrés, en la placa pacífica, que resbala hacia el noroeste paralelamente al margen continental. Sin embargo, el movimiento de placa según una falla simple de este tipo no podría provocar rotaciones tan grandes, algunas de las cuales llegan hasta cinco grados por millón de años. Estos litosferoclastos deben haber girado en virtud de un proceso tectónico más complejo.



12. SON DIVERSAS LAS DEFORMACIONES que pueden producirse en un borde donde resbalan dos placas. Cabe seguir la pista de la deformación imaginando dos franjas de color pintadas a través del borde de falla antes de que las placas empiecen a moverse (*a*). Las flechas de color señalan la orientación de los vectores paleomagnéticos del interior de las placas. Tanto si el movimiento relativo de las dos placas da lugar a una falla única (*b*), como si se desdobla en una serie de fallas paralelas a los bordes de placa (*c*), las franjas se mantienen paralelas y no giran los vectores magnéticos. Si las placas están separadas por una zona cortical angosta donde las rocas se comportan como un fluido viscoso (*d*), las partículas magnéticas de la roca viscosa girarán. (Este caso no se da en la parte superior rígida de la corteza, pero puede presentarse en una zona dúctil subyacente.) Si la corteza comprendida entre las dos placas es suficientemente quebradiza (*e*), puede romperse en respuesta a fuerzas que actúan, desde los lados de las placas y desde el fondo, por fluencia en una zona dúctil situada a 15 kilómetros de profundidad. El movimiento de las placas puede entonces provocar rotación en algunos bloques (*f*).

ren la forma de cabalgamientos simples o fallas de desgarre. En un cabalgamiento, un bloque sube y otro baja según una falla de buzamiento pequeño. En una falla de salto según la dirección se produce un resbalamiento horizontal entre dos bloques, a lo largo de una falla de fuerte buzamiento.

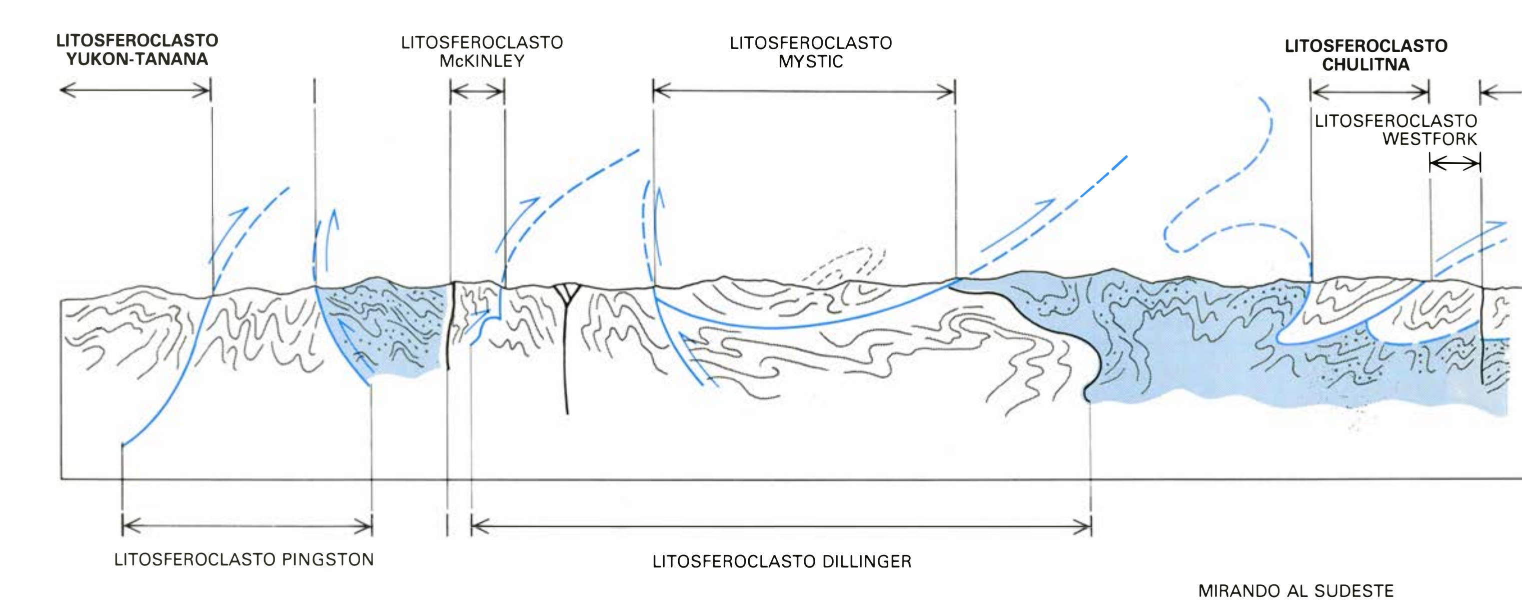
La segunda observación se refiere a que la mayoría de los litosferoclastos han quedado muy alargados y estirados paralelamente al borde de Norteamérica. Lo que se verifica de un modo manifiesto en los litosferoclastos más antiguos de Alaska y Columbia Británica; éstos, en un mapa geológico a pequeña escala, parecen listones enchapados aplicados al borde del continente.

Las pruebas que proporcionan los fósiles y el paleomagnetismo apenas dejan dudas de que muchos de los litosferoclastos se trasladaron hasta Norteamérica sobre placas oceánicas. Siendo así, la placa oceánica debió consumirse en una zona de subducción cuando el litosferoclasto llegó al margen continental. Está claro que los litosferoclastos sobrevivieron al proceso de subducción. La enigmática escasez de suturas de zonas de subducción a lo largo de los bordes de los actuales litosferoclastos permite suponer que han quedado alteradas u ocultas por procesos geológicos ulteriores. Los fallamientos, tanto por cabalgamiento como por desgarres de salto según la dirección, son procesos omnipresentes, capaces ambos de ocultar las suturas.

Una segunda característica sorprendente es que la mayoría de los litosferoclastos han sobrevivido al proceso de acreción con escasa deformación interna. Dado que la acreción implica colisión en una zona de subducción, cabría esperar que aparecieran muy deformados. En cambio, se encuentran extensas islas de litosferoclastos bastante enteros, como el de Wrangellia, a escasa distancia de otros más deformados y menores, como el de Chulitna. El grado de deformación que experimenta un litosferoclasto en el transcurso de la acreción depende, por supuesto, de varios factores: la velocidad de las placas convergentes, el ángulo según el cual chocan las placas, la anchura de la zona de colisión, el tiempo que permanece el litosferoclasto exótico en la zona de acreción y la resistencia de las rocas del litosferoclasto. Además, si una zona de subducción queda obturada por un litosferoclasto flotante, puede saltar a una nueva posición, más próxima al mar que el litosferoclasto de nueva acreción y apenas deformado.

Una descripción de tres áreas de litosferoclastos exóticos del oeste norteamericano nos aclarará la complejidad y variedad de las características es-

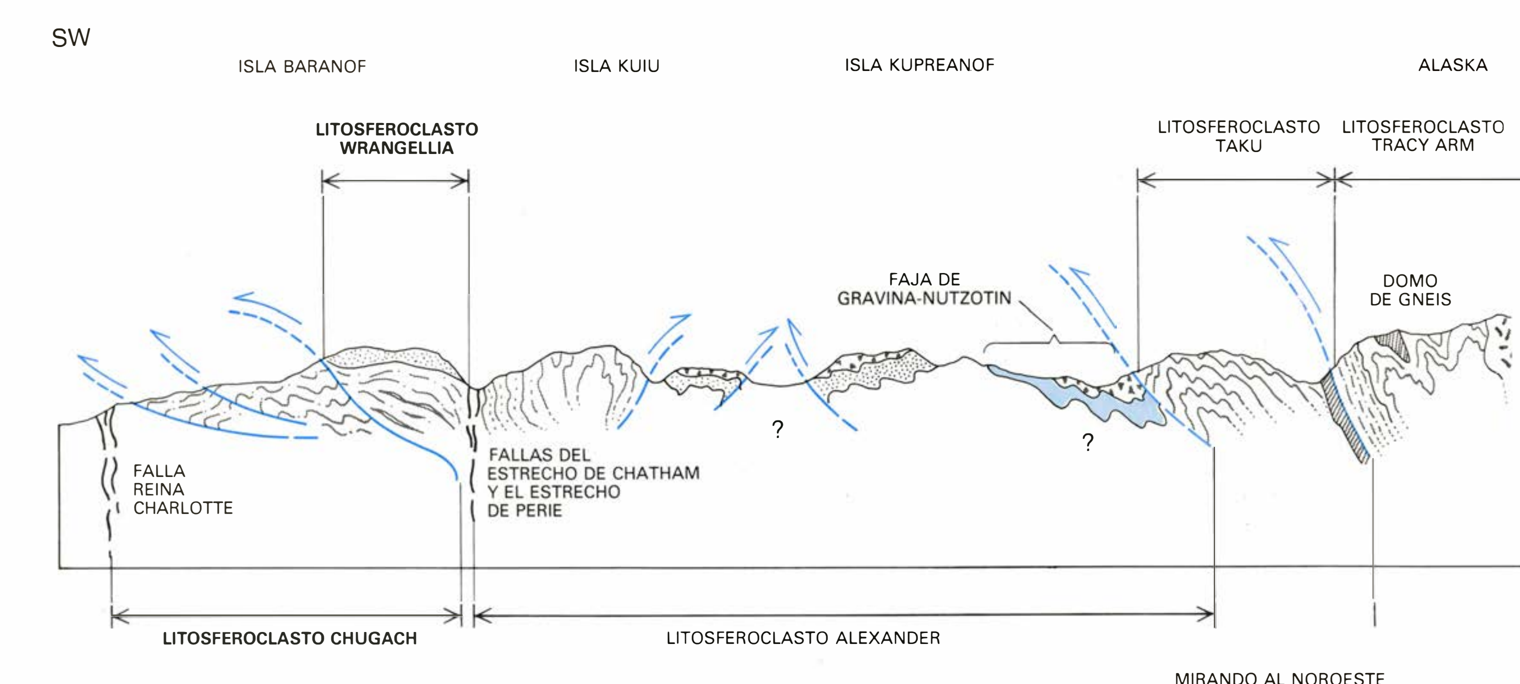
NE



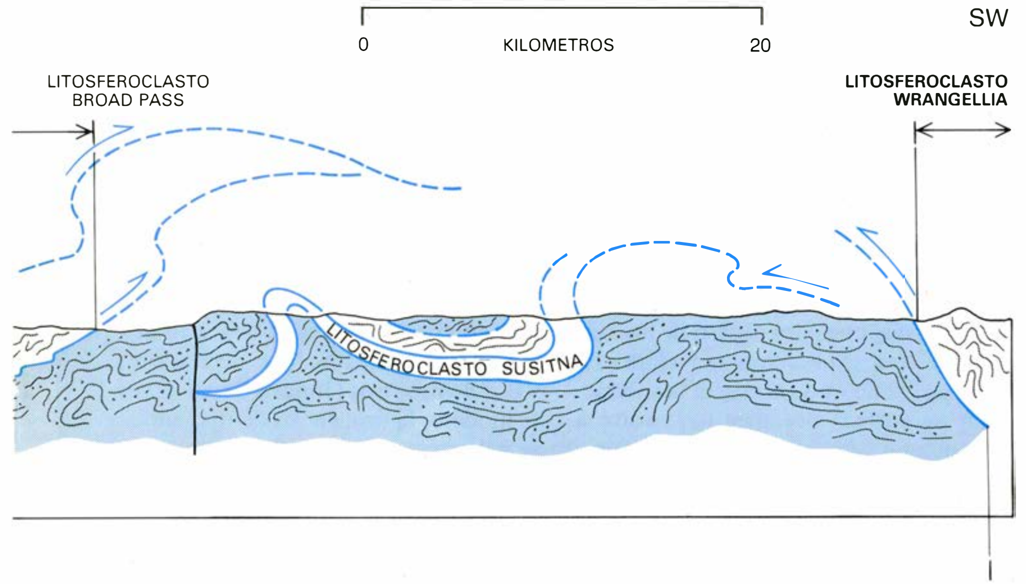
13. CORTE DE LA SIERRA CENTRAL DE ALASKA, mirando hacia el sudeste, que atraviesa 10 litosferoclastos distintos, entre otros el minúsculo de Chulitna (*véase el mapa de la ilustración número 1*). La región está intensamente deformada y la mayoría de los litosferoclastos limitan con grandes cabalgamientos (*líneas de color*). En trama de color se representan areniscas y argilitas cretácicas deformadas. El litosferoclasto de Yukón-Takana, situado

tructurales desarrolladas en el proceso de acreción. En la porción sudoccidental de Alaska y en la adyacente Columbia Británica, una compleja zona de sutura, que incluye el litosferoclasto de Wrangellia y varios otros, aflora en fiordos que dan lugar a profundas bahías a lo largo de la costa. Evidentemente, a medidados del Cretácico, hace unos 100 millones de años, el de Wrangellia chocó con litosferoclastos que hoy quedan al este. El choque provocó una intensa deformación y metamorfismo y luego un gran levantamiento de los litosferoclastos hacia el este. Que la colisión fue relativamente reciente lo atestigua la presencia de rocas volcánicas y sedimentarias de grano fino de agua profunda de entre fines del Jurásico y mediados del Cretácico, que se depositaron en una cuenca marina profunda situada del lado continental de Wrangellia. Granitos plutónicos que hicieron intrusión en los litosferoclastos orientales levantados a principios del Terciario aparecen en su mayor parte sin deformar, lo que indica que por aquel entonces la acreción de Wrangellia a Norteamérica ya se había completado.

Más al norte, siguiendo el mismo borde que en la zona meridional de Alaska, se conserva maravillosamente en la cordillera de Alaska, al este y oeste del monte McKinley, una zona de sutura acrecional de varios centenares de kilómetros. Los acontecimientos geológicos registrados aquí difieren



14. CORTE DEL SURESTE DE ALASKA y Columbia Británica que abarca el litosferoclasto de más reciente acreción, el de Chugach, a la izquierda, y uno de los primeros litosferoclastos identificados como exóticos, en el Cache Creek, a la derecha. Este último, situado a unos 500 kilómetros tierra adentro, contiene fusulínidos del Tetis, nativos de regiones de ese océano situadas, durante el período Pérmico, miles de kilómetros al sudeste. Transportada en una placa que se desplazaba hacia el este del océano Pacífico, el litosferoclasto de Cache Creek varó en Norteamérica hace de 170 a 180 millones de años. En



al norte (*izquierda*), fue el primero en acrecer contra el margen de la antigua Norteamérica, hace tal vez unos 180 a 200 millones de años. Wrangellia chocó contra el margen continental a mediados del Cretácico, hace unos 90 millones de años. Los litosferoclastos intermedios llegaron entre esas dos fechas.

de los de Alaska sudoccidental y Columbia Británica. En la cordillera de Alaska, las rocas jurásicas y cretácicas que se depositaron en una fosa marina profunda aparecen intensamente deformadas y reducidas a una pequeña fracción de su anchura original; han sido también cabalgadas al sur por Wrangellia, a lo largo de una gran falla. Dispersos por toda la cuenca hundida y dislocada se encuentran numerosos litosferoclastos, pequeños y limitados por fallas, cuyo ejemplo más llamativo quizá sea el de Chulitna. Los orígenes e historias geológicas de estos pequeños litosferoclastos exóticos no guardan relación alguna ni con Wrangellia ni con Alaska central, o en lo que a esos aspectos se refiere, con nada de lo conocido en Norteamérica. En el transcurso de la colisión los pequeños litosferoclastos cabalgaron sobre los estratos más modernos de la fosa marina profunda, lo mismo que el litosferoclasto de Wrangellia. Después del choque, toda la región se encogió y deformó más aún por fallas dextrales de desgarre, proceso que todavía persiste.

CANADA
0
KILOMETROS
50
NE
LITOSFEROCLASTO CACHE CREEK
COMPLEJO BATOLITICO DE LA CORDILLERA COSTERA
?
FALLA REY SALOMON
FALLA DE NAHLIN
BLOQUE LEVANTADO DE ATLIN
LITOSFEROCLASTO STIKINE

el oeste, Wrangellia ha cabalgado sobre las areniscas y argilitas cretácicas plegadas y falladas del litosferoclasto de Chugach, más moderno. Entre Chugach y Cache Creek se descubren otros cuatro litosferoclastos intermedios (*abajo*). Sus rocas son principalmente volcánicas, mezcladas con rocas ígneas y metamórficas, algunas de las cuales se crearon al colisionar los distintos litosferoclastos con el continente.

La tercera área a describir se halla en el territorio del Yukón, más al este, donde los estudios de nuestros colegas canadienses sugieren que el litosferoclasto de Stikine entró en contacto por vez primera con Norteamérica a mediados del Jurásico. Este enorme litosferoclasto, probablemente el mayor de los identificados hasta ahora, llegó en una placa que contenía las raíces de un arco volcánico y lo que parecen ser materiales oceánicos del litosferoclasto de Cache Creek, que bordea al de Stikine por el este. El choque levantó el material oceánico y del arco hacia arriba y al este, sobre el margen continental, en forma de vastas escamas. Acreciones posteriores agregaron Wrangellia y otros litosferoclastos más modernos al borde trasero de Stikine. Este amontonamiento de escamas a lo largo del antiguo borde occidental de Norteamérica creó una faja de corteza continental nueva de hasta 600 kilómetros de anchura. Plegamientos y cabalgamientos posteriores cuya evolución se prolongó hasta fines del Cretácico, e incluso principios del Terciario, se acompañaron de fracturación generalizada por fallas de salto según la dirección que desplazaron grandes pedazos de la cordillera canadiense (todo el complejo de sierras del lado occidental del continente) centenares de kilómetros hacia el norte respecto de Norteamérica.

Los litosferoclastos añadidos desempeñan un importante papel en uno de los procesos más espectaculares de la tectónica planetaria, la creación de cordilleras a lo largo de márgenes continentales convergentes. El choque entre masas continentales ya se había postulado mucho antes del advenimiento de la tectónica de placas para explicar determinados cinturones montañosos que, como el Himalaya, están profundamente engarzados entre dos grandes masas continentales convergentes. Se ha sugerido recientemente la posibilidad de que los choques hayan desempeñado también alguna función en la formación de fajas montañosas directamente encaradas a un océano abierto, como los Andes o la Cordillera norteamericana. Aquí, la colisión se produce entre el continente y extensiones de tierra mucho menores: montes submarinos (montañas aisladas que se elevan sobre el fondo del mar), arcos insulares, mesetas marinas y bloques microcontinentales. Aún así, la interpenetración masiva de corteza, los cabalgamientos y el metamorfismo son, en esencia, parecidos a las consecuencias

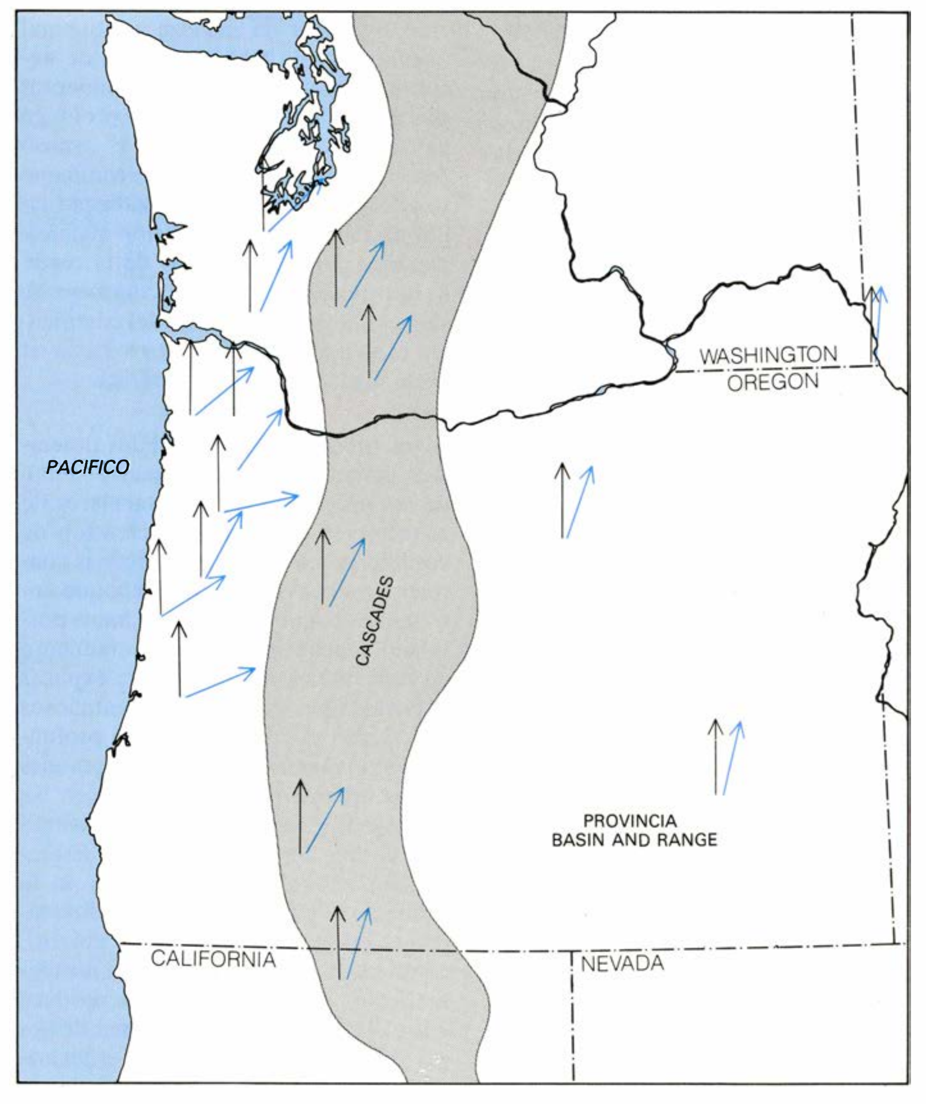
de choques entre masas continentales. Si se acepta que a efectos parecidos subyacen causas similares, cabe deducir que los grandes sistemas montañosos con complicadas deformaciones resultan de la colisión de gruesos bloques corticales convergentes.

La idea de un choque entre continentes ha logrado explicar felizmente la imbricación masiva de estratos rocosos en el Himalaya, donde la corteza parece haberse acortado unos 800 kilómetros o más. Evidentemente, la corteza continental de la India, de unos 40 kilómetros de grosor, tenía una flotabilidad excesiva para subducirse a gran profundidad en la zona de sutura donde chocó contra la placa asiática. Las cortezas convergentes de la India y Asia se interpenetraron a lo largo de cabalgamientos hasta dar un grosor doble del de una corteza continental normal; se formó así el Himalaya. En los 40 millones de años transcurridos desde la colisión inicial, el subcontinente indio ha seguido moviéndose hacia el norte, empujando rocas corticales asiáticas hacia el norte y el este y desplazando la perturbación masiva hasta zonas muy interiores de China. La persistente convergencia es responsable de la mayoría de los devastadores terremotos que han atormentado a la región.

No se dispone para el caso de los Andes de una explicación tan clara. Es muy probable que los creara la subducción de corteza oceánica bajo corteza continental, si bien existen abundantes indicios de compresión y acortamiento en anchos cinturones muy interiores, lejos de la zona de subducción. Uno de nosotros (Coney), y más tarde Kevin C. Burke, de la Universidad estatal de Nueva York en Albany, y Wilson, atribuimos la compresión a un movimiento rápido del continente hacia la fosa oceánica situada inmediatamente sobre la zona de subducción, donde el continente tropieza con la placa oceánica descendente y crea un esfuerzo compresivo que se transmite tierra adentro desde el margen continental.

Un modelo alternativo de construcción de montañas donde los litosferoclastos desempeñan un papel clave lo han apuntado recientemente Zvi Ben-Avraham y Amos N. Nur, de Stanford, y dos de nosotros (Jones y Cox). En este modelo, la orogénesis de tipo andino se relaciona más estrechamente con la de tipo himalayo, debida a choque, que con la simple subducción de corteza oceánica. El modelo sugiere que grandes mesetas oceánicas, montañas submarinas y prominencias volcánicas, algunas de ellas comparables a continentes por su grosor y densidad, podrían cumplir la misma función que el subcontinente de la India en la creación del Himalaya. Al igual que la India, esas grandes masas de roca liviana flotan demasiado para subducirse, por lo que transmiten a la placa continental superior el movimiento hacia adelante de la placa inferior que se subduce. Visto así, los propios Andes pudieron alzarse con la acreción de mesetas oceánicas –tal vez litosferoclastos exóticos aún no identificados– a lo largo del margen continental de Sudamérica. La diferencia de escala entre los Andes y el Himalaya reflejaría la diferencia entre la dimensión del subcontinente indio y la de las mesetas que levantaron la cordillera sudamericana.

Sostiene el modelo que la formación de montañas ha de coincidir con la acreción de litosferoclastos exóticos; predicción que puede someterse a examen, por ejemplo, en la orogenia laramiana: la última gran deformación de la cordillera Norteamericana. La orogenia laramiana fue una deformación y levantamiento de montañas intensos y generalizados que ocurrieron hace entre 40 y 80 millones de años. Se produjo en una amplia zona que va desde Sierra Nevada hasta las Rocosas. Se trata de uno de los episodios orogénicos mejor descritos y menos comprendidos. Alcanzando, por el este, hasta el lejano Denver, la orogenia laramiana produjo los gigantescos levantamientos de las Rocosas y de la meseta de Colorado, que juntos imprimen a la Cordillera su extraordinaria amplitud. La mayoría de las deformaciones de las Rocosas canadienses y de la Sierra Madre oriental, al este de México, fueron simultáneas. Durante todo el período de deforma-



15. ROTACION DE ROCAS de menos de 60 millones de años, observada en los litosferoclastos que constituyen el borde occidental de los estados de Washington y Oregón. Las flechas negras indican la dirección del polo paleomagnético deducida de muestras del cratón estable norteamericano. (Por mor de claridad se han girado las flechas levemente hacia el norte.) Las flechas de color señalan la dirección paleomagnética media observada en cada lugar de muestreo. En todas las rotaciones, el sentido de giro es el de las agujas del reloj. Las mayores rotaciones se aprecian en las rocas antiguas, que se formaron en alta mar, en el fondo oceánico y hoy están incorporadas al continente al oeste de Cascade.

ción se subdujo corteza oceánica a lo largo de la costa occidental de Norteamérica. ¿Cómo pudo la subducción de fondo oceánico frente a California y Oregón provocar orogénesis en Colorado, más de 1200 kilómetros al este?

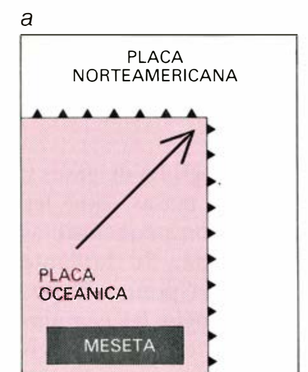
Uno de nosotros (Coney) ha apuntado dos explicaciones plausibles basadas en la teoría de la tectónica de placas. La primera propone que el ángulo según el cual la laja de litosfera oceánica se subdujo bajo Norteamérica era tan pequeño que incluso a 1500 kilómetros de la costa seguía acoplada mecánicamente a la placa suprayacente, levantándola. La segunda explicación es, simplemente, que el movimiento convergente de Norteamérica y la placa oceánica fue tan rápido que la deformación se extendió a una distancia excepcionalmente grande de la zona de subducción. Aunque hay indicios en favor de las dos hipótesis, muchos investigadores consideran que ni siquiera la acción conjunta de ambas justificaría plenamente una orogenia de tal amplitud y profundidad.

Una tercera probabilidad es que la deformación se viera incrementada por la llegada de litosferoclastos. Si bien la mayoría de los litosferoclastos exóticos parece que llegaron antes de la orogenia laramiana, el episodio puede representar las fases finales de su choque con Norteamérica. El plegamiento y fallamiento de toda la Cordillera representaría entonces el "apretamiento" de una corteza continental poco consolidada compuesta por litosferoclastos de nueva acreción. Las interacciones entre los litosferoclastos y la vieza corteza adyacente provocarían rotaciones, levantamientos y cabalgamientos en una ancha franja, que abarcarían tanto al cratón norteamericano como a los litosferoclastos.

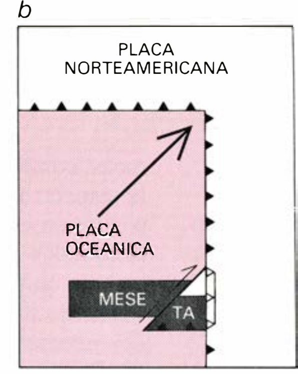
La fuerza motriz de tal proceso parece haber sido la subducción continua de las placas oceánicas pacíficas bajo Norteamérica, y no la llegada sucesiva de litosferoclastos exóticos nuevos en el Cenozoico. Aún así, no puede descartarse absolutamente el choque de litosferoclastos exóticos durante la orogenia laramiana. Datos paleomagnéticos recientes obtenidos en el centro y sur de California por David Howell, Jack Vedder y Dwayne Champion, del Servicio Geológico de los Estados Unidos, permiten aventurar que durante el Eoceno, hace menos de 50 millones de años, un gran fragmento continental procedente de una latitud equivalente al sur de México chocó con el margen sudoccidental de California.

La presencia confirmada de numerosos litosferoclastos exóticos en el oeste norteamericano añade un importante capítulo a la historia geológica de ese continente. Postulamos que la porción occidental de Norteamérica ha aumentado más de un 25 por ciento por acreción desde principios del Jurásico, es decir, en unos 200 millones de años. El crecimiento se produjo principalmente por adición de litosferoclastos de origen oceánico, más que continental. Lo que implica un verdadero crecimiento continental, y no sólo el reciclaje de material continental antiguo. Aunque el proceso de choque, acreción y crecimiento continental es complejo y no se comprende en sus detalles, sin duda la interpenetración y el transporte de materiales fueron considerables. El resultado final es la generación de corteza nueva, engrosada por cabalgamientos hasta adquirir proporciones continentales, y su adición al continente antiguo. La hipótesis de acreción de litosferoclastos, pieza por pieza, en el oeste norteamericano probablemente ayude a descifrar el origen y evolución de las grandes cordilleras del mundo, muchas de las cuales quizá hayan atravesado una historia similar.

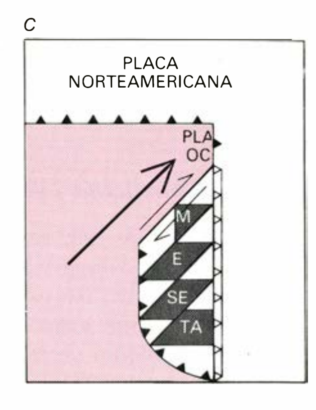
a



b

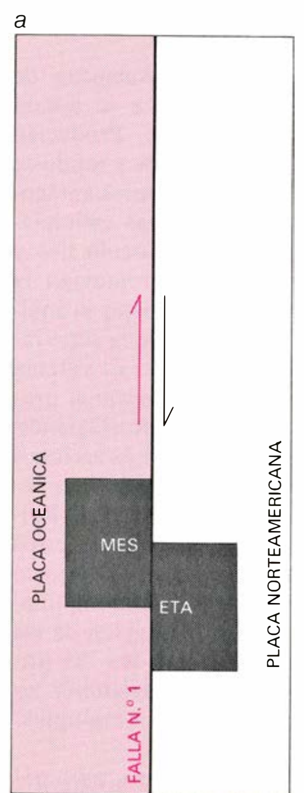


c

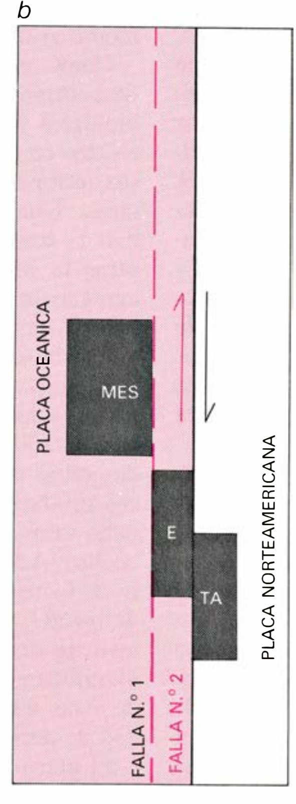


16. PUEDEN EXPERIMENTAR ELONGACION los litosferoclastos si la placa oceánica que se subduce choca oblicuamente contra el margen continental (*a*). Al sumergirse la placa bajo el margen, una meseta apoyada en ella resiste la subducción y acrece. Cuando la meseta choca con Norteamérica (*b*), se fractura a lo largo de una falla y queda incrustada a modo de cuña, mientras que el resto de la meseta continúa moviéndose al nordeste. El proceso se repite (*c*) y la zona de subducción va trasladándose al oeste.

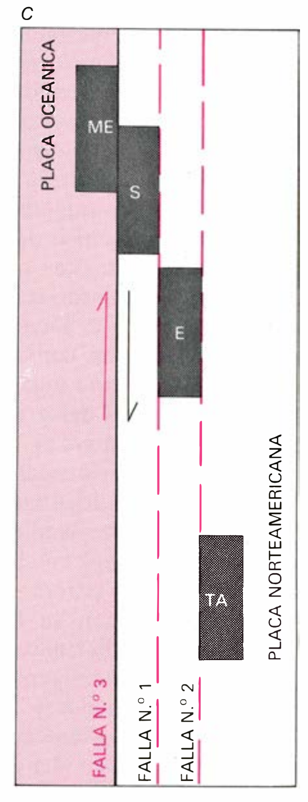
a



b



c



17. OTRO MECANISMO DE ELONGACION implicaría el desplazamiento de fallas. Emplazada la meseta en la placa continental, en su línea de encalladura original, se desarrolla la falla n.° 1, al oeste, que transporta parte de la meseta hacia el norte (*a*). Con el tiempo, esta falla pierde actividad y al este se abre la falla n.° 2 (*b*), que rebana la porción de meseta que se había adosado a tierra. Más tarde, la falla n.° 2 queda inactiva y le sucede la n.° 3, que fractura más aún la meseta y transporta fragmentos al norte.

Ciencia y sociedad

Nobel de medicina 1982

La edición de 1982 se ha otorgado, de forma compartida, a los doctores Sune Bergström, Bengt Samuelsson y John Vane por su contribución al problema de la naturaleza y función de las prostaglandinas en el metabolismo humano.

"La saga de las prostaglandinas" (PG), así podríamos haber titulado esta colaboración. El Oxford American Dictionary define la palabra "saga" como "una larga historia con muchos episodios". Nunca mejor puede aplicarse este significado que a la historia de estas sustancias. Desde que se sospechó su existencia en el semen humano por su acción contráctil en tiras aisladas de útero también humano (R. Kurzrok y C. C. Lieb, 1934) hasta el momento actual en que son el motivo para la concesión del supremo galardón científico, han dado lugar a sorprendentes y extraordinarios descubrimientos.

Fueron aisladas por primera vez por el investigador sueco Ulf von Euler a partir de las vesículas seminales del carnero, único tejido que contiene cantidades apreciables, en forma de sal de bario. Von Euler apreció que eran ácidos grasos, muy inestables; por tanto, de estructura química insólita para un compuesto de actividad biológica. Eran los años en que despertaban el mayor interés las aminas biógenas (adrenalina, acetilcolina, etcétera) y von Euler se afanaba en la búsqueda del verdadero transmisor químico de las terminaciones simpáticas, cosa que lograría y por la que fue galardonado con el premio Nobel en 1970. Dejó el asunto de las prostaglandinas, como el mismo las bautizó, en segundo lugar y no podría ocuparse de ellas hasta después de la segunda guerra mundial.

Hacia los años cincuenta, von Euler, ante las grandes dificultades de la química de las prostaglandinas, acudió a interesar a su colega en el Instituto Carolino Sune Bergström, profesor de química. Este (con su ayudante Jan Sjövall) empleó diez años de laborioso trabajo y consumió ingentes cantidades de vesículas seminales de carnero, procedentes de los mataderos de todo el mundo, para poder identificar las primeras prostaglandinas, determinando su estructura molecular (1962). La tecnología había avanzado mucho y los investigadores suecos dispusieron de técnicas, como la cromatografía de gases y la espectrometría de masas, que les permitían el análisis con pequeñísimas cantidades de sustancia. Su brillante trabajo químico no logró poner a disposición de los farmacólogos las cantidades necesarias para el estudio biológico. Pero se sabía, y esto era mucho, su exacta estructura química, derivada de un ciclopentano con varios dobles enlaces y con función carboxílica.

El siguiente paso fundamental se dio simultáneamente en Estocolmo (Bergström y Samuelsson) y en Holanda (D. van Dorp). Nos hallamos a mediados del decenio de los 60. Sería este paso de enorme trascendencia para conocer el origen bioquímico y para lograr la obtención en mayores cantidades. Se descubrió que incubando ácidos grasos poli-insaturados de 20 carbonos (dihomo-γ-linoleico con tres dobles enlaces, araquidónico con cuatro y eicosapentenoico con cinco) con jugo de vesícula seminal de carnero se convertían rápidamente en prostaglandinas. El ácido araquidónico era fácilmente asequible y la casa Upjohn Co. consiguió una patente con lo que pudo obtener PG en mayores cantidades y las puso a disposición de los investigadores completamente gratis.

Como es natural, la avalancha de descubrimientos relativos a su acción biológica fue considerable. Producían efectos en todos los órganos y tejidos y sus acciones eran muchas veces antagónicas. Unas prostaglandinas estimulaban la contracción del músculo liso y otras la inhibían, unas promovían la agregación plaquetaria y otras la inhibían. Algunos miembros de la serie inhibían la secreción gástrica. El sistema enzimático de la vesícula seminal producía ya dos sustancias, la prostaglandina E y la F (PGE y PGF). Las acciones de ambas no eran superponibles; a veces producían efectos contrarios. Reinaba gran confusión ante todos estos hechos. Además, y gracias al trabajo de E. J. Corey, que logró la síntesis total de las PG, se tuvo a disposición de los investigadores no sólo las dos PG primeramente conocidas, sino también las de otras series, A, B, D. La multiplicidad de acciones aumentó.

El nuevo avance necesario, para poner un orden lógico, lo dieron también los investigadores suecos. La biosíntesis de las PG por el sistema enzimático se debía hacer en dos etapas, por lo menos. Se sugería la producción intermedia de una sustancia sumamente inestable que podría ser un peróxido. En 1970, Samuelsson logró aislar e identificar estas sustancias, unos endoperóxidos que ya tenían el ciclo pentano formado (los ácidos grasos son lineales). El enzima que los producía se llamó, por esto, ciclo-oxigenasa. De estos endoperóxidos derivaban las PG, por la acción de otros enzimas, que daban lugar a PGE, PGF y PGD. En estos trabajos andaba cuando descubrió una serie de nuevos compuestos derivados de los endoperóxidos todavía más inestables. Se les denominó tromboxanos, (TX), y se formaban sólo en las plaquetas (de aquí su nombre). El tromboxano A, (TXA), se vio que era la sustancia conocida más potente en la promoción de la agregación plaquetaria; constituía un estimulante violento de la contracción arteriolar. Dos propiedades que le dotaban del mayor interés en medicina. Químicamente los tromboxanos son peróxidos, pero carecen de ciclopentano. Su síntesis se debe a la acción de otro enzima, la tromboxanosintetasa. Su papel en la génesis de las trombosis patológicas podía ser muy importante. La expectación médica aumentó.

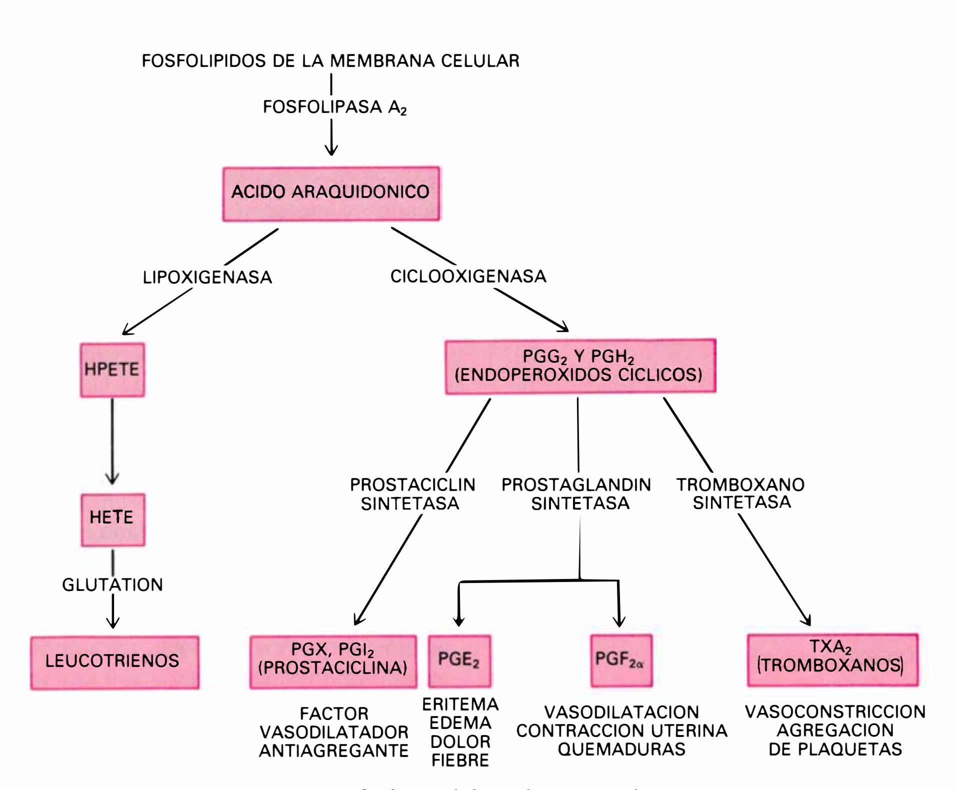
Así las cosas, entra en escena un nuevo grupo de investigadores, el formado por John Vane como director de investigación de la Wellcome Research Laboratories. Vane relaciona la acción proinflamatoria de la PGE y el efecto de los llamados antiinflamatorios no esteroides, (ANE). Investiga entonces la acción del ácido acetil-salicílico sobre un sistema de ácido araquidónico y ciclo-oxigenasa; comprueba que no se forman PG. Parece, pues, que se encontraba así el mecanismo de acción de los ANE tanto tiempo buscado. Posteriormente se vio que todas las sustancias del grupo también bloquean la ciclo-oxigenasa, aunque la acción anti-inflamatoria es cosa más compleja.

El grupo Vane sigue, como es lógico, ocupándose de las PG. El descubrimiento de los tromboxanos por Samuelsson les hace pensar en que también debe investigarse por qué las plaquetas no se adhieren a una íntima vascular sana. S. Moncada (un joven investigador salvadoreño) y J. Vane abordaban entonces el problema y encuentran que el ácido araquidónico, con un sistema enzimático de la pared vascular, produce una sustancia del tipo de las prostaglandinas que inhibe de forma nunca vista la agregación plaquetaria (1976). La denominaron PGX. Su inestabilidad era extraordinaria. En

vista de ello, Vane acudió a los químicos de la Upjohn Co. en Kalamazoo (Estados Unidos), quienes dilucidaron la estructura. Tenía dos ciclos: uno el pentano de los endoperóxidos y otro formado por un puente de oxígeno entre los carbonos 6 y 9. Propusieron el nombre de prostaciclina. En consideración a sus propiedades inhibidoras de la agregación plaquetaria y de la contracción vascular, se le ha llamado luego PGI. Este descubrimiento no sólo aclara por qué las plaquetas se agregan y adhieren a la pared vascular lesionada (ya no produce PGI), sino que sugiere además una posibilidad terapéutica para los numerosos síndromes trombóticos de la clínica. La producción bioquímica de la PGI se produce por un enzima específico del endotelio vascular, la prostaciclina-sintetasa.

Estamos ya en las proximidades de los años ochenta y, todavía, la saga de las prostaglandinas habría de dar una nueva e importante sorpresa. En la inflamación se liberan muchas sustancias de gran actividad biológica. Los estudios sobre PG habían logrado identificar dos factores importantes, la PGE aumentadora de la permeabilidad capilar y el tromboxano A que se identifica con el factor contráctil de la aorta del conejo (RCS). Quedaba un factor importante (sustancia de reacción lenta) conocido con las iniciales SRS ("slow reacting substance"), que se produce en los leucocitos por la reacción antígeno-anticuerpo y al que se atribuye la broncoconstricción en el asma alérgico. El grupo de Samuelsson del Instituto Carolino resolvió el problema descubriendo una nueva serie de sustancias derivadas de los ácidos poli-insaturados de 20 átomos de carbono.

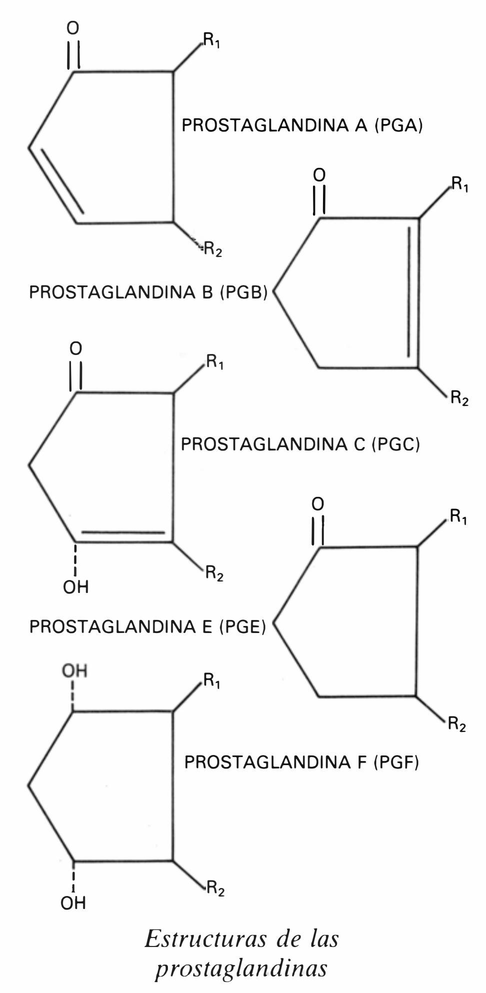
Utilizando las palabras del propio Samuelsson, "en conexión con los estudios que condujeron al descubrimiento de los tromboxanos en las plaquetas humanas, observamos la existencia de una vía enzimática distinta de la ciclo-oxigenasa". La nueva reacción no era inhibida por el ácido acetil-salicílico. El enzima que la catalizaba era un lipoxidasa, enzima también peroxidante que insertaba un radical $-OOH$ en el C15 del ácido araquidónico. La sustancia formada se reconoce por sus siglas 5-HPETE. De ella derivan por isomerización una serie de compuestos a los que por su origen se les llama leucotrienos (LT). Uno de ellos tiene propiedades químicas y biológicas identicas a la SRS. Por tanto, los leucotrienos representan una nueva serie de compuestos con trascendencia fisiopatológica extraordinaria.



Vías metabólicas del ácido araquidónico

No hay que decir que todos estos hechos han despertado grandes esperanzas para poder atacar problemas de la clínica sin solución hasta ahora. Pero no han llegado todavía los resultados prácticos. Se espera, por ejemplo, perfeccionar la acción de los ANE consiguiendo inhibir la ciclo-oxigenasa de unos tejidos sí y la de otros no, variando la distribución de la sustancia terapéutica en los distintos compartimientos, o su afinidad. Se ha visto ya que el ácido acetil-salicílico inhibe con mayor proporción la ciclo-oxigenasa de las plaquetas que la de la pared vascular, diferencia muy favorable en la clínica. Esta diferencia se acentúa por la presencia de otros fármacos, según han podido observar los investigadores del grupo farmacológico de la Facultad de Medicina de la Universidad Autónoma de Barcelona que trabajan bajo la dirección del profesor Jané. Se podría también, aún mejor, inhibir directamente la tromboxanosintetasa, con lo que no se alteraría en lo más mínimo la fisiología de la pared vascular. Nuestro colaborador Puig Parellada ya ha publicado resultados interesantes, "in vivo", usando un compuesto denominado imidazol. Se han obtenido también derivados activos, más estables, de la prostaciclina que han permitido ahorrar las pérdidas de plaquetas en la circulación extracorpórea (riñón artificial). Y, naturalmente, se buscan febrilmente antagonistas directos de las prostaglandinas o agonistas de uso terapéutico más idóneo, por su mejor absorción digestiva, su más larga vida, su mejor distribución, etcétera. Se trata ya de un problema tecnológico que, como otros de esta índole, es muy probable que se resuelva. Piénsese que un agonista idóneo que actuase como la PGE en la pared gástrica podría ser una nueva arma contra la úlcera de estómago, o que un inhibidor de la lipo-oxigenasa podría resolver el asma alérgico. (La sustancia conocida como "cromoglicato" que se usa en esta afección actúa por ese mecanismo.) También puede sugerirse que, con antagonistas de los tromboxanos y los leucotrienos simultáneamente, mejoraríamos mucho el tratamiento de los reumatismos.

La naturaleza nos ofrece, además, otras soluciones. Ya hemos dicho que todos estos compuestos pueden derivar de tres ácidos grasos de 20 átomos de carbono (eicosanoicos), según tengan tres, cuatro o cinco dobles enlaces. Así, respectivamente, hay tres prostaciclinas que se simbolizan PGI_1, PGI_2 y PGI_3, y lo mismo de todas las demás sustancias. Forman de cada sustancia tres series. No todas tienen las mismas propiedades. Así, el grupo tantas veces nombrado de la Wellcome, Vane y Moncada, han visto que la PGI_1 es menos activa que la PGI_2 y que la PGI_3. Por el contrario, el TX_1 es más activo que el TX_2 y sobre todo que el TX_3 que es, con mucho, el menos activo. Por tanto, una dieta rica en ácido eicosapentenoico sería ventajoso frente a los



Estructuras de las prostaglandinas

riesgos de trombosis y podría actuar de preventivo. Las grasas más ricas en este ácido son las procedentes del pescado. Así se explica, por ejemplo, que los esquimales, cuya dieta es exclusivamente marina, no padezcan ningún síntoma trombótico, antes bien tienen tendencia a sufrir de síndromes hemorrágicos. Por todo esto no parece ilógica la sugerencia de hacer un tratamiento regulando el consumo de estos lípidos (D. F. Reingold y P. Needleman) para prevenir el infarto de miocardio o la trombosis cerebral.

Resumiendo. Las prostaglandinas representan en la actualidad uno de los campos de investigación más importantes para el futuro de la medicina y ofrecen fundadas esperanzas para lograr con ellas el triunfo sobre enfermedades muy extendidas y que son causa de la mayor mortalidad (alteraciones vasculares) y de la mayor causa de invalidez (reumatismo), además de ofrecer terapéutica prometedora también para otras enfermedades (úlcera de estómago, alergia). Los galardonados, profesores Sune Bergström (obtención e identificación química), Bengt Samuelsson (descubrimiento de los endoperóxidos, los tromboxanos y los leucotrienos) y John Vane (descubrimiento del bloqueo de la ciclo-oxigenasa por el acetil-salicílico y descubrimiento de la prostaciclina) son los autores más destacados y merecen haber sido laureados. (Francisco G. Valdecasas.)

Pseudogenes

Entre los recientes y espectaculares resultados del ámbito de la biología (o genética) molecular, obtenidos gracias a las nuevas y resolutivas técnicas de análisis de ácidos nucleicos (englobadas genéricamente en la expresión, no siempre afortunada, de ingeniería genética) cabe mencionar el descubrimiento de los *pseudogenes*. El término pseudogén fue acuñado hace apenas unos años por Jack, para denominar regiones del genoma con una secuencia de nucleótidos prácticamente idéntica a la de los genes para un ARN ribosómico (ARN 5S) de los que diferían solamente en un número exiguo de nucleótidos.

El rápido desarrollo de los estudios sobre estructura fina de genes de organismos eucariotas ha puesto de manifiesto la existencia de un número considerable de pseudogenes en las distintas familias de genes analizadas hasta el presente, hasta el punto de no resultar descabellada la concepción del genoma eucariota (con excepción de la fracción altamente repetitiva) como un conjunto de genes funcionales, es decir, que tienen expresión fenotípica, inmersos en un entorno de secuencias estructural y evolutivamente relacionadas pero aparentemente inertes en el orden funcional.

A falta de una formulación definitiva, el pseudogén se define como una región del genoma originada a partir de un gen funcional con el que presenta un alto grado de homología, funcionalmente silenciosa y aparentemente fijada en la población.

Como tantos otros descubrimientos recientes sobre estructura y función del genoma de organismos superiores, el de los pseudogenes suscita, más que resuelve, nuevas incógnitas. Una de ellas es encontrar una explicación coherente al aparente grado de fijación de los pseudogenes en la población. La presumida inactividad funcional de los mismos justificaría, como expone Little, considerarlos como resultado de mutaciones neutras (que no inciden favorable o desfavorablemente en el proceso evolutivo), que pueden quedar, pues, fijadas en la población por deriva genética o como "compañeros de viaje" de secuencias sujetas a presión selectiva.

La viabilidad de esta hipótesis descansa, sin embargo, en una formulación que, si no gratuita, resulta al menos, en mi opinión, prematura, cual es considerar que las mutaciones que conducen a la aparición de pseudogenes fenotípicamente inexpresivos son neutras. Sin perjuicio de que algunas de ellas puedan serlo efectivamente, es preciso reconocer que otras de las mutaciones, responsables de la aparición de determinados pseudogenes, son difícilmente calificables como tales. Un caso ilustrativo lo constituye el de algunos pseudogenes para el ARNt metionina iniciador de eucariotas, dominio de mi experiencia personal, que expongo a continuación a título de ejemplo.

El ARNt metionina iniciador de organismos eucariotas ($ARNt_i^{met}$) es un compuesto de vital importancia para la célula, responsable de la iniciación de la síntesis de proteínas en el ribosoma. Tal vez la característica más llamativa de la molécula de $ARNt_i^{met}$ sea su extraordinaria estabilidad evolutiva. Baste considerar que las secuencias de dichos ARNt son idénticas en el salmón y en el hombre, lo que indica que no ha existido ni siquiera un cambio de base a lo largo de los quinientos millones de años que comprende el período de diversificación de los vertebrados.

Esta estabilidad evolutiva refleja, presumiblemente, la presión selectiva contra la acumulación de variantes de una especie molecular finamente diseñada a lo largo de la evolución y en la que prácticamente cada nucleótido desempeña un papel en la particular configuración tridimensional donde se cifra la delicada misión de esta molécula.

El $ARNt_i^{met}$ está codificado en genes repetidos unas diez o veinte veces en el genoma de organismos superiores, que garantizan así un reservorio de información para un producto de trascendental importancia en la dinámica celular.

A la luz de estas consideraciones resultó sorprendente encontrar, en la especie humana, un gen para este ARNt, cuya secuencia difería del $ARNt_i^{met}$ en un nucleótido, en la posición 56, donde en lugar de guanina aparecía timina. Así pues, resultaba que de los diez o doce genes presentes en la especie humana para el $ARNt_i^{met}$, al menos uno difería de la secuencia del producto. La ausencia de un $ARNt_i^{mer}$ en el citoplasma codificable por tal gen variante sugería que dicha secuencia no era funcional y podría considerarse como un

pseudogén. Estudios procedentes de otros laboratorios llegaron a resultados similares en especies distintas del hombre: la mosca del vinagre (*Drosophila melanogaster*) o el sapo africano (*Xenopus laevis*). Parecía razonable concluir que la existencia de pseudogenes para un producto evolutivamente estable como el ARNt$_i^{met}$ era la regla más que la excepción.

Lo intrigante de esta situación era el hecho de que una variación tan sutil como una sustitución de guanina por timina en el nucleótido 56 del gen condujera a su inactivación y a la vez permitiera su fijación en la población. Comentábamos anteriormente que se ha postulado el carácter neutro de las mutaciones que permiten la fijación de un pseudogén en la población. A nivel molecular, una mutación inactivante de un gen estructural será neutra si, al menos, no conduce a la aparición de productos deletéreos. Esta formulación permite poner a prueba, experimentalmente, la presumible neutralidad de determinadas mutaciones. Con ese fin, nos aprestamos a estudiar las propiedades de expresión, en humanos, del gen variante para el ARNt$_i^{met}$, al objeto de dirimir la presumible neutralidad de la mutación que le dio origen, aprovechando los últimos desarrollos de la biología molecular que proporcionan sistemas apropiados para estudiar las propiedades de expresión de un gen determinado tanto "in vitro" como "in vivo".

Mediante un sistema de transcripción "in vitro" diseccionamos la ruta de expresión del gen natural para este ARNt. Así se demostró que el gen se transcribía a un precursor ligeramente mayor que el ARNt$_i^{met}$. Dicho precursor se procesa luego secuencialmente mediante nucleasas que eliminan los nucleótidos excedentes. En un primer estadio, se eliminan los nucleótidos dispuestos junto al extremo 5' del ARNt y, luego, los nucleótidos dispuestos en el extremo 3', originando así ARNt$_i^{met}$ maduro. Mediante experimentos apropiados pudimos comprobar que esta ruta de expresión opera también "in vivo" y tenemos una seguridad razonable de que constituye la secuencia de expresión natural de dicho gen.

Cuando, utilizando los mismos sistemas, estudiamos las propiedades de expresión del gen mutante, obtuvimos resultados ciertamente sorprendentes. El gen variante (pseudogén) mantiene todo el potencial informativo para dirigir la producción del precursor. Tanto "in vitro" como "in vivo" el pseudogén se manifestaba tan activo como el gen natural en la producción del precursor del ARNt$_i^{met}$. Sin embargo, en ningún caso aparecía dicho ARNt como producto final. El análisis detallado de la ruta de expresión del gen variante reveló que la mutación afectaba a la velocidad de procesamiento del precursor, de modo que el precursor mutante era procesado a un ritmo treinta o cuarenta veces inferior al precursor natural, lo que determinaba la ausencia virtual del mutante ARNt$_i^{met}$. Experimentos posteriores pusieron de manifiesto que tanto el precursor como el escaso ARNt$_i^{met}$ mutante producidos "in vivo" sufrían un tratamiento discriminatorio por parte de la membrana nuclear, que sólo permitía el paso hacia el citoplasma del producto natural.

Todo ello es indicativo de la extrema precaución con que la célula revisa (valga el simil antropomórfico) los mensajes genéticos, en su afán de proporcionar a la maquinaria biosintética productos de calidad certificada, pues, como nuestro caso ilustra, una sutil variación en una base, incapaz de bloquear la transcripción de un gen, se detecta en sucesivas etapas de revisión del transcrito, primero a nivel de procesamiento, y, luego, a nivel de exportación a través de la membrana.

En conjunto, estos mecanismos de revisión de productos génicos conducen a la conocida ausencia de expresión fenotípica del gen mutante (pseudogén). Ahora bien, la ausencia de manifestación fenotípica del gen es compatible todavía con el mantenimiento de todo el potencial para su transcripción a un precursor inicial, que podría, aunque lentamente, procesarse hasta un ARNt maduro mutante, que se acumularía en el núcleo. El que este pseudogén conserve intacto el potencial para su transcripción incide de nuevo en el problema de su fijación evolutiva. Si suponemos que el producto de este pseudogén, que la célula cuida de ocultar al ribosoma, es deletéreo (y existen indicios que lo atestiguan), difícilmente podremos considerar la mutación que lo origina como neutra y permitir al propio tiempo su fijación dentro de la población.

A la luz de lo expuesto, es obvio que habrá que esperar a desarrollos futuros para resolver el problema de la función y mantenimiento de los pseudogenes, en algunos de lo cuales, como ilustra nuestro ejemplo, concurren propiedades paradójicas en el seno del actual paradigma evolutivo. (Tomás Santos, Universidad de Salamanca.)

Un interruptor genético en un virus bacteriano

Dos proteínas reguladoras entran en relación con una región del ADN vírico para conectar un conjunto de genes y desconectar otro ante cambios ambientales. ¿Qué estructura molecular tendrá semejante interruptor?

Mark Ptashne, Alexander D. Johnson y Carl O. Pabo

Ciertas cepas de la bacteria *Escherichia coli* albergan un virus latente (o durmiente) denominado lambda. Si se expone brevemente a la radiación ultravioleta una población de esas bacterias, ciertos genes del virus, hasta antes inactivos, entran de repente en función. Los virus proliferan. Cuarenta y cinco minutos después, las bacterias estallan y liberan una nueva progenie de partículas víricas. Las bacterias que no sufren la exposición se propagan con normalidad de generación en generación. Sólo en raras ocasiones la célula bacteriana origina espontáneamente un virus.

Todos los organismos, desde los virus, hasta entonces inactivos, entran de repente en función. Los virus proliferan. Cuarenta y cinco minutos después, las bacterias estallan y liberan una nueva progenie de partículas. Las bacdose, a medida que el organismo crece y se adapta a diversas condiciones. La inducción de un virus bacteriano, a partir de un cambio transitorio del ambiente, constituye un ejemplo espectacular de regulación génica, descrita ya en los años inmediatos a la Segunda Guerra Mundial por André Lwoff y sus colaboradores, del Instituto Pasteur de París [véase "The Life Cycle of a Virus", por André Lwoff; SCIENTIFIC AMERICAN, marzo de 1954]. El estudio de la regulación de los genes se hace más fácil en las bacterias que en las células, más complejas, de los organismos superiores. Desde la observación original de Lwoff se ha avanzado mucho en el conocimiento de los mecanismos que regulan los genes víricos en las bacterias.

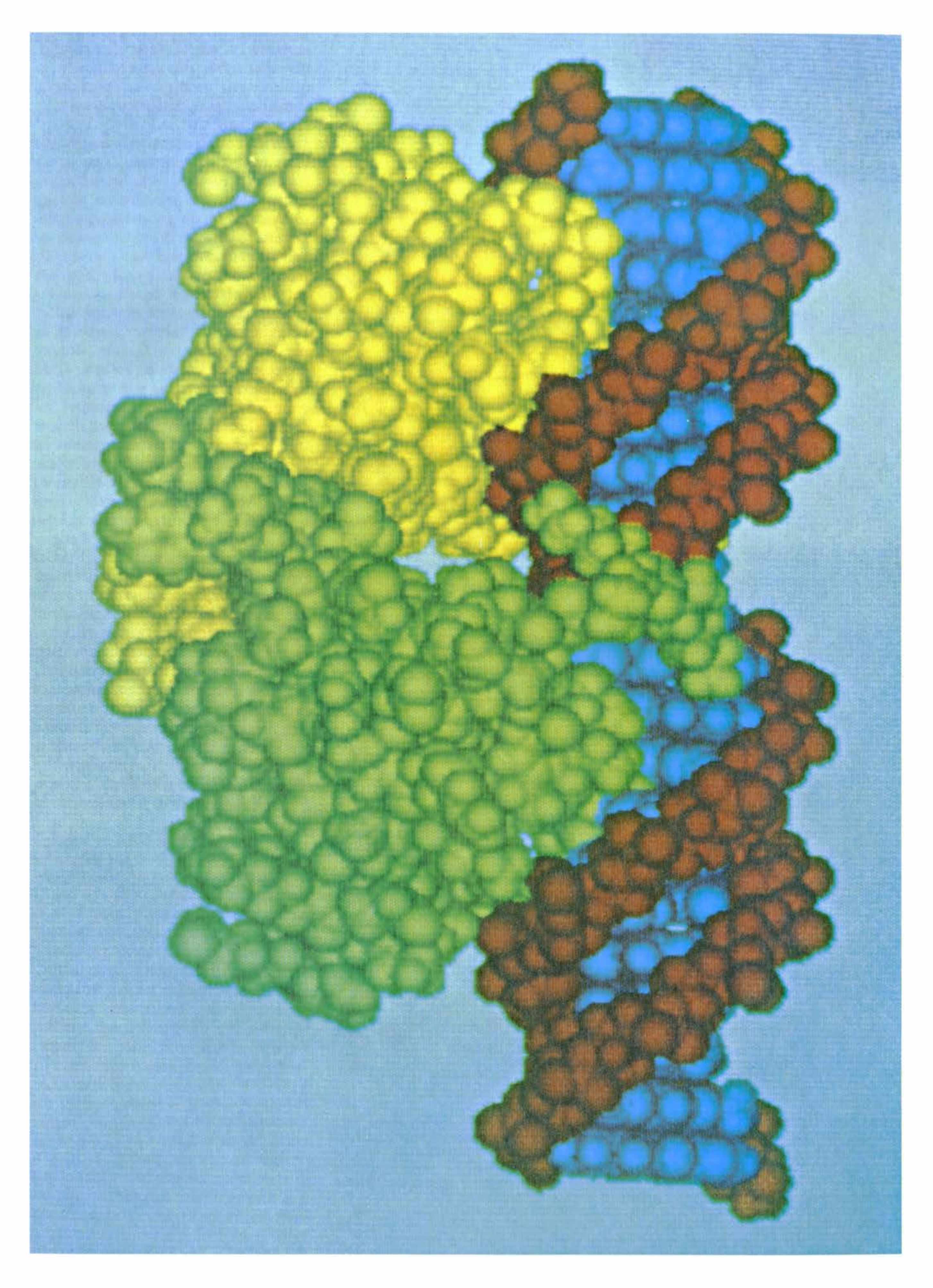
Hoy, transcurridos 35 años, se domina bastante bien el mecanismo molecular, sensible y eficaz, que conecta y desconecta los genes del virus lambda. De la conexión se encargan proteínas reguladoras que interactúan con segmentos específicos del ADN vírico. En nuestro laboratorio de la Universidad de Harvard nos planteamos el reto de llegar a describir la estructura molecular de las interacciones. En la primera parte de este artículo examinaremos las características esenciales del interruptor y veremos cómo funciona. Nuestro razonamiento se apoya en los resultados de una larga serie de experimentos bioquímicos y genéticos (que no vamos a describir) que han definido la localización, el tamaño aproximado y la forma de los componentes moleculares del interruptor. Dedicaremos la segunda parte a los hallazgos recientes en torno a la estructura tridimensional precisa de algunas moléculas reguladoras.

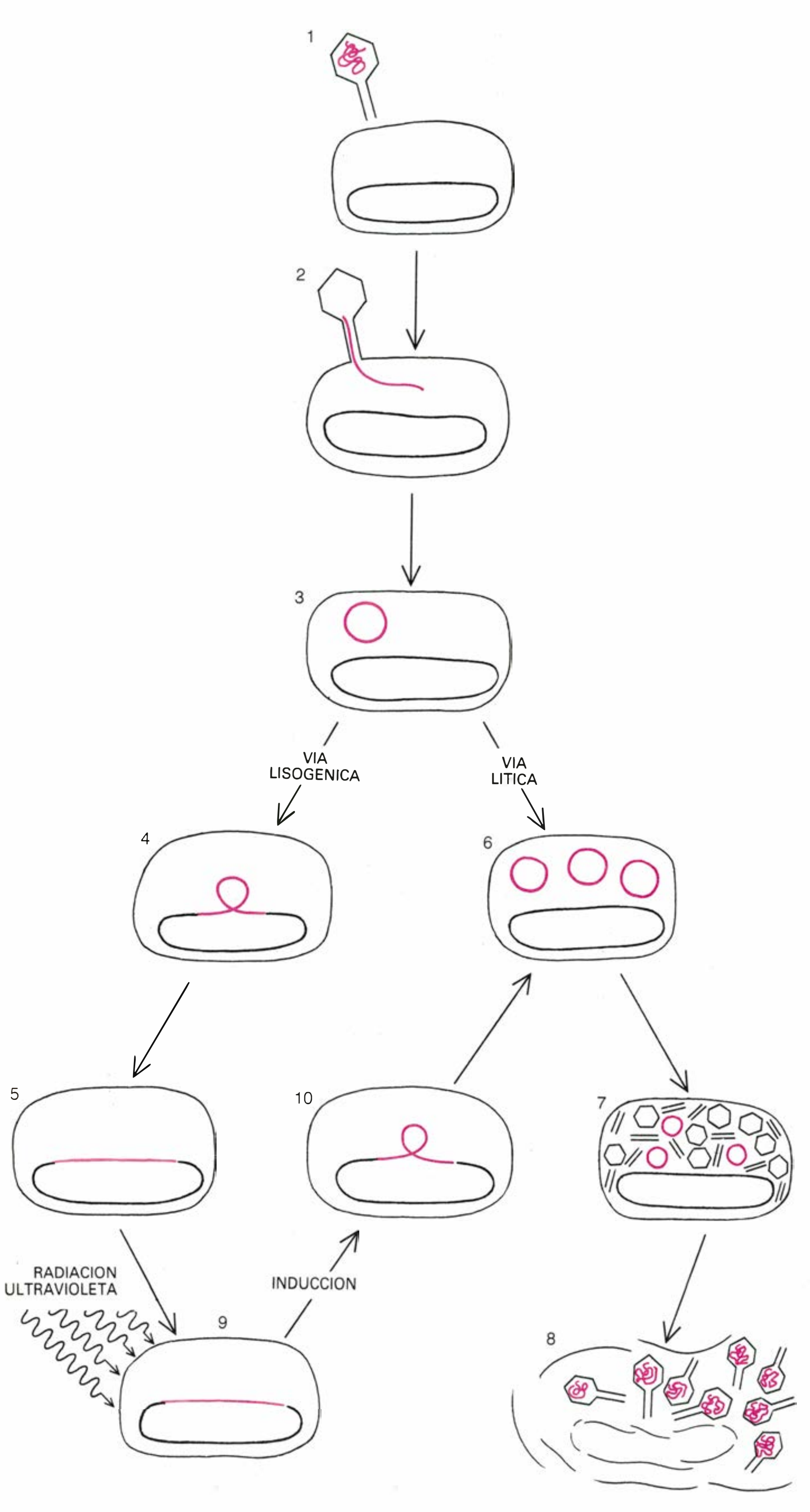
El interruptor lambda

Una partícula del virus lambda (o bacteriófago lambda) consta de una larga molécula de ADN encerrada en una cubierta protectora de proteína. El ADN contiene 35 o 40 genes, cada uno de los cuales codifica una proteína diferente. El virus infecta a *E. coli* fijándose sobre la célula bacteriana e inyectando su ADN a través de la pared celular; fuera queda la cubierta proteica. A partir de ese punto, la infección puede seguir dos caminos. El ADN vírico está capacitado para dirigir la síntesis de proteínas que lo replican y de otras proteínas que forman una cubierta para empaquetar en ella el ADN recién fabricado. En cada célula se ensamblan, de esta manera, unas 100 partículas nuevas de virus. Luego, la célula bacteriana se lisa, o estalla, liberando los virus procreados. Esta sucesión de acontecimientos dura unos 45 minutos y se denomina ciclo de crecimiento lítico.

Lambda es un virus "moderado", o "atemperado". Y ello explica la otra posible salida a su infección. En vez de multiplicarse dentro de la célula hospedadora y destruirla luego, el virus puede desconectar sus genes e insertar su ADN en el cromosoma de la célula que le da abrigo. A partir de ese momento, el ADN vírico se replica pasivamente, como un componente más del cromosoma bacteriano, y pasa a la descendencia de la propia bacteria. Tal tipo de ADN vírico, aletargado, se denomina profago y, lisógena, la bacteria que lo transporta. Hay muchos agentes que inducen o activan al profago para que inicie su crecimiento lítico, además de las radiaciones ultravioleta antes mencionadas. Característica común a todos los agentes inductores es que dañan el ADN; ello significa que ponen en riesgo la propia vida de la célula hospedadora. La inducción es, de hecho, un

1. UNION DEL REPRESOR LAMBDA AL ADN, representada a partir de los datos obtenidos por difracción de rayos X por uno de los autores (Pabo) y Mitchell Lewis. El modelo fue generado por ordenador, programado por Richard J. Feldmann, de los Institutos Nacionales de la Salud de los Estados Unidos. El represor es una proteína codificada por uno de los genes del virus bacteriano denominado fago lambda; interactúa con otras proteínas para controlar la expresión de su propio gen y de otros genes del virus. Cada esfera del modelo representa un átomo. El esqueleto de la doble hélice de ADN, que consta de grupos alternantes de azúcar y fosfato, aparece en marrón; las bases del ADN, que se emparejan y unen las dos cadenas del esqueleto, aparecen en azul. El represor tiene dos subunidades: un dominio amino-terminal y un dominio carboxilo-terminal. Es el dominio amino-terminal el que se une al ADN. El represor se enlaza en forma de dímero, una doble molécula. El modelo muestra los dos dominios amino-terminales de un dímero, un dominio en amarillo y el otro en verde. Como se aprecia en la ilustración (especialmente en el dominio superior), parte de ese dominio (la hélice 3) se proyecta hacia el interior del "surco principal" del ADN, entra en contacto con ciertos pares de bases y reconoce un sitio específico.





2. INFECCION DE LA BACTERIA *Escherichia coli* por el virus lambda; se inicia cuando una partícula de virus se fija a la célula bacteriana (*1*) e inyecta su ADN en ella (*2, 3*). La infección puede seguir dos caminos distintos, según cual sea el juego de genes que se conecta (*véase la ilustración 3*). En la vía lisogénica, el ADN vírico queda integrado dentro del cromosoma bacteriano (*4, 5*), con el que se replica pasivamente al dividirse la bacteria. El virus aletargado constituye un profago; la célula que lo alberga se denomina lisógeno. En el modo alternativo de infección lítica, el ADN vírico se replica a sí mismo (*6*) y dirige la síntesis de proteínas víricas (*7*). Se forman unas 100 nuevas partículas de virus. Los virus, al proliferar, lisan, hacen estallar la célula (*8*). Un profago puede resultar "inducido" por diversos agentes; la radiación ultravioleta (*9*), entre ellos. El agente inductor desplaza un conmutador, conectando un juego distinto de genes. El ADN vírico se suelta del cromosoma (*10*) y se replica; y el virus sigue la ruta lítica.

mecanismo de escape para el virus. La mayoría de los agentes carcinógenos dañan el ADN, por cuyo motivo la inducción del profago en un lisógeno constituye un ensayo muy sensible de carcinógenos.

En los dos modos de crecimiento del virus lambda se expresan, esto es, se traducen a proteínas, distintos conjuntos de genes. En el estado de profago sólo se expresa un gen del profago, denominado *c*I, que dirige la síntesis de una proteína: el represor lambda. El represor desconecta los demás genes del virus, incluidos aquellos cuya expresión conduce al crecimiento lítico. La existencia del represor fue predicha por François Jacob y Jacques Monod, dos colegas de Lwoff, en 1961. Se tardó siete años en detectar por medios bioquímicos la presencia de represores, incluido el represor lambda, y en demostrar que eran proteínas; corresponde el mérito a dos grupos de Harvard, encabezados por uno de nosotros (Ptashne) y por Walter Gilbert. Ambos grupos probaron que todo represor desconectaba unos genes determinados al engarzarse en puntos específicos del ADN [véase "Genetic Repressors", por Mark Ptashne y Walter Gilbert; SCIENTIFIC AMERICAN, junio de 1970]. Andando el tiempo, se ha ido observando que el represor lambda desempeñaba otro importante papel, por lo que el nombre le viene ya un poco estrecho. En cuanto represor, desconecta la mayoría de los genes del virus; pero estimula también la expresión de un gen, concretamente el gen *c*I, que codifica al propio represor. Por tanto, el represor es, a la vez, un regulador positivo y negativo de la expresión génica.

En el crecimiento lítico se expresa otro regulador negativo, que desconecta al gen represor. La proteína reguladora se denomina cro, y el gen que la codifica *cro*. (Aunque se desconoce el origen del término parece que se eligió para designar: "control del represor y otras cosas".) Mientras que, en un lisógeno, el represor desconecta *cro* al mismo tiempo que a los restantes genes del lisógeno, cro desconecta el gen *c*I durante el crecimiento lítico. La inducción desconecta la síntesis del represor y pone en marcha la síntesis de cro. Curiosamente, tanto el represor como cro funcionan uniéndose a la misma región del ADN de lambda, una región denominada operón derecho (O_R). ¿Cómo pueden dos proteínas de control unirse a la misma región del ADN y aun así ejercer efectos contrarios sobre la expresión génica? El primer paso para dar respuesta a esta pregunta es descri-

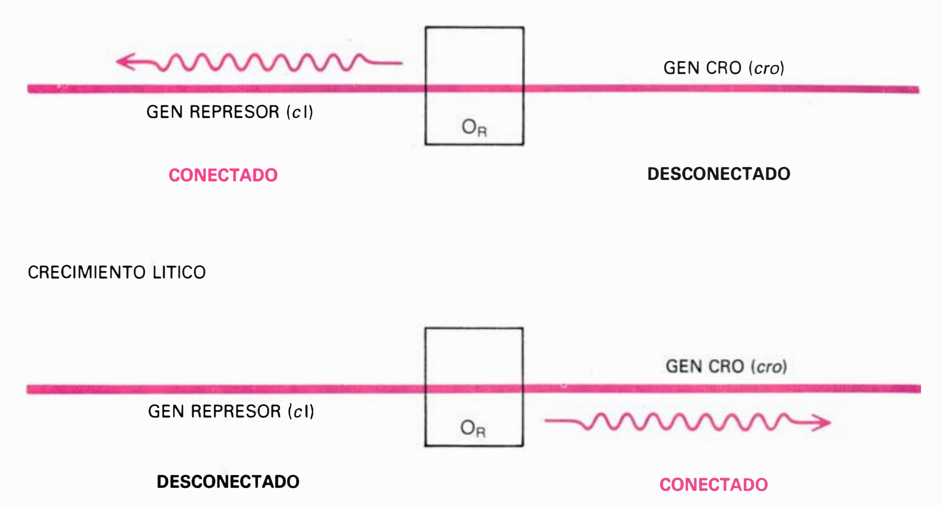
bir la organización de la región de control O_R. Pero antes convendrá revisar la estructura del ADN vírico.

El operón derecho

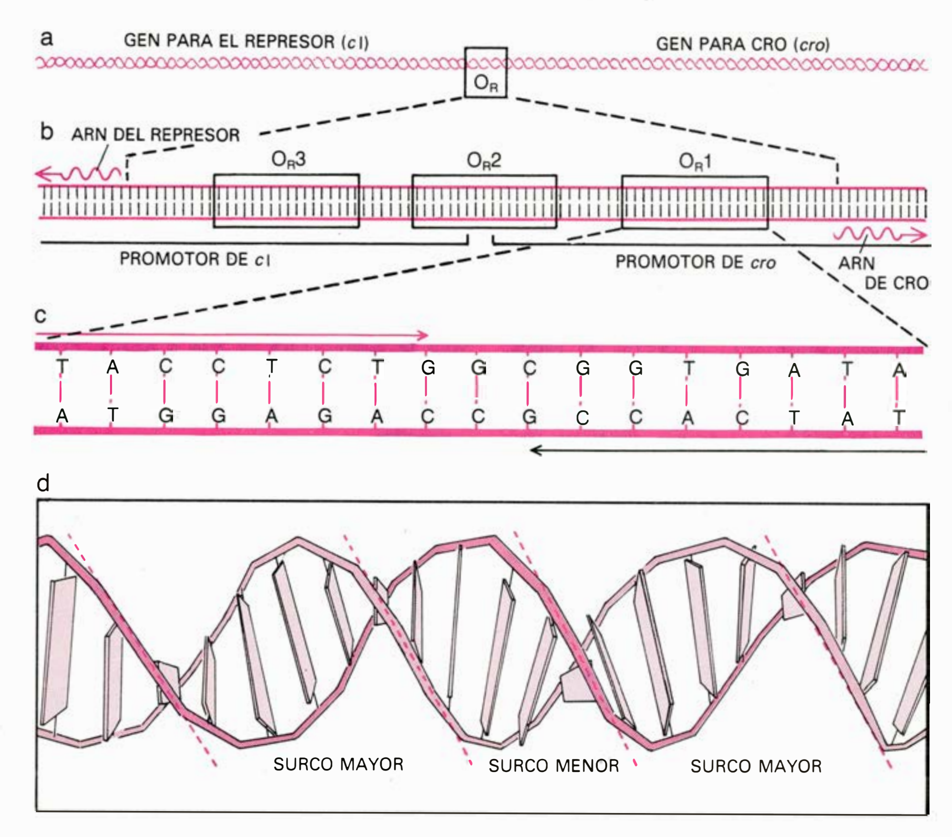
La molécula de ADN de lambda consta de dos cadenas de nucleótidos, enroscadas en torno a un eje común, que forman una doble hélice retorcida en sentido dextrógiro. Cada nucleótido consta de un azúcar, un grupo fosfato y una base. La columna vertebral de cada cadena está compuesta por grupos fosfato y grupos azúcar que se alternan; desde cada azúcar se proyecta, hacia el interior de la hélice, un grupo, denominado base, que se une mediante enlaces de hidrógeno a otra base situada en la cadena opuesta. Hay cuatro tipos de bases: adenina (*A*), guanina (*G*), timina (*T*) y citosina (*C*). Las secuencias de bases a lo largo de las dos cadenas son complementarias. Una *A* situada sobre una cadena se aparea siempre con una *T* de la otra, y una *G* siempre con una *C*. La información que contiene el ADN está especificada por la secuencia de bases de cada cadena. El ADN del virus lambda consta de unos 45.000 pares de bases; un gen típico de lambda está formado por unos 1000 pares.

Las dos cadenas de nucleótidos que conforman una molécula de ADN se enroscan en hélice: con dos surcos flanqueando la molécula como si de un tornillo se tratara. Uno de los surcos es más ancho, el llamado surco mayor; el otro es el surco menor. Los pares de bases se hallan en el centro de la molécula, entre las cadenas de azúcar-fosfato, pero las bases están parcialmente expuestas en los dos surcos.

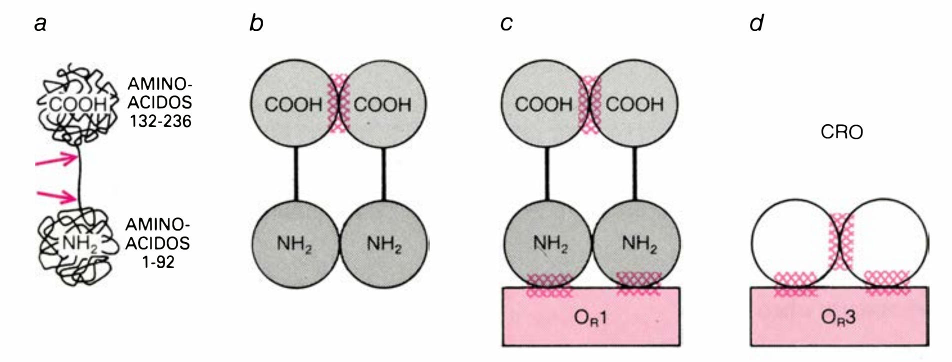
Para acceder al contenido de información del ADN tenemos dos caminos. Seguimos un proceso decodificador cuando un gen dirige la síntesis de una proteína. El enzima ARN polimerasa desenrosca parcialmente las cadenas de ADN y transcribe la secuencia de bases de una cadena a una molécula de ARN mensajero, que es semejante al ADN en estructura y que permanece siempre monocatenario. La traducción real de la información a proteína se realiza mediante una compleja maquinaria molecular que ensambla una cadena de aminoácidos, las subunidades de las proteínas. Cada aminoácido está especificado por un "codón" de tres bases en el ARN. La cadena de aminoácidos se pliega espontáneamente en una configuración tridimensional específica que viene determinada por la secuencia de aminoácidos y, en último término, por la secuencia de bases del gen.



3. CONMUTADOR MOLECULAR que determina cuál de los juegos de genes se conecta, conminando así al virus a permanecer en el estado de profago o a iniciar un crecimiento lítico. El conmutador se emplaza en una región del ADN vírico denominada operón derecho (O_R), que aparece flanqueada por genes que codifican dos proteínas reguladoras: el gen *c*I codifica el represor de lambda y el gen *cro* codifica cro. En el estado de profago, *c*I permanece conectado, es decir, se transcribe a ARN (*línea ondulante*), que a su vez se traduce a represor; *cro* permanece desconectado. En los estadios tempranos del ciclo lítico *c*I se desconecta; *cro* se conecta y se transcribe a ARN, que se traducirá a la proteína cro.



4. OPERADOR DERECHO (O_R) mostrado progresivamente con mayor detalle en esta serie de dibujos. El operador es una región del ADN vírico con una longitud equivalente a 80 pares de bases (*a*). A su izquierda queda el gen (*c*I), que codifica el represor de lambda, y, a su derecha, el gen (*cro*), que codifica la proteína reguladora cro. Si se amplía la región del operador (*b*), representando en color el esqueleto de azúcar y fosfato del ADN y en negro los pares de bases, se distinguen tres subregiones; mide, cada una, una longitud de 17 pares de bases: O_R1, O_R2 y O_R3. Se trata de sitios de reconocimiento a los que pueden unirse el represor y cro. Los sitios de reconocimiento se solapan con dos promotores: secuencias de bases a las que se une el enzima ARN polimerasa para transcribir un gen a ARN (*líneas ondulantes*), que a su vez se traducirá a proteína. Se amplía el sitio O_R1 (*c*) para mostrar su secuencia de bases. Las cuatro bases son adenina (*A*), guanina (*G*), timina (*T*) y citosina (*C*). Las bases son complementarias; se aparean *A* con *T* y *G* con *C*. El sitio O_R1 presenta una simetría rotacional binaria parcial: la secuencia de bases, leída en las dos cadenas desde los extremos opuestos hacia el centro (*flechas negra y de color*), es bastante similar. Tal simetría palindrómica es característica de muchos sitios del ADN que fijan proteínas. La disposición espacial de las dos cadenas que constituyen el esqueleto y los pares de bases que las unen (*d*) es tal que se forma un surco mayor y otro menor; en estos surcos quedan expuestas porciones de los pares de bases.



5. REPRESOR DE LAMBDA, una proteína de 236 aminoácidos. La cadena se pliega tomando forma de una pesa con dos subestructuras: un dominio amino-terminal (NH_2) y un dominio carboxilo-terminal (COOH) que se enlazan entre sí por una región de la cadena sujeta al posible ataque de proteasas, enzimas que cortan las cadenas de proteína; el enzima papaína digiere el segmento de enlace por los sitios que indican las flechas de color (*a*). Las moléculas sencillas del represor (monómeros) tienden a asociarse para formar dímeros (*b*); un dímero puede a su vez disociarse en monómeros. Los dímeros se mantienen unidos gracias al contacto entre los dominios carboxilo-terminales (*trama gruesa*). Los dímeros del represor se unen y se desprenden de los sitios de reconocimiento de la región del operador; muestran máxima afinidad por el sitio O_R1 (*c*). El dominio amino-terminal de la molécula de represor es el que se pone en contacto con el ADN (*trama gruesa*). La proteína cro (*d*) tiene un solo dominio, con sitios que promueven la dimerización y otros que promueven la unión de los dímeros al operador, de preferencia a O_R3.

Las proteínas reguladoras, así el represor lambda y cro, hacen uso de un sistema diferente de reconocimiento del ADN. Estas proteínas, que deben localizar cierta región de la molécula de ADN (en este caso O_R) y fijarse a ella, no desenroscan la doble hélice. Examinan (si se nos permite hablar así) el surco mayor del ADN bicatenario y se fijan a la secuencia adecuada de bases.

El operón derecho es una región del ADN de lambda que mide una longitud de 80 pares de bases. Inmediatamente a su derecha (tal como se esquematiza convencionalmente el ADN de lambda) queda el gen *cro*, y, a su izquierda, el gen represor. El ADN operador, que no se traduce a proteína, contiene tres sitios de reconocimiento distintos, designados O_R1, O_R2 y O_R3. Tienen una longitud de 17 pares de bases cada uno, y la secuencia de bases en los tres sitios es similar, aunque no idéntica [véase "A DNA Operator-Repressor System", por Tom Maniatis y Mark Ptashne; SCIENTIFIC AMERICAN, enero de 1976]. Es significativo que represor y cro puedan unirse a cualquiera de esos puntos.

Además de los tres sitios de reconocimiento, la región que queda entre *cro* y los genes represores comprende dos secuencias: las promotoras. Un promotor es una secuencia de bases que dirige la unión de la ARN polimerasa según una orientación específica y el comienzo de la transcripción de los genes adyacentes en un determinado sentido. Uno de los promotores hace que la ARN polimerasa proceda hacia la derecha, transcribiendo *cro* y otros genes situados en esa misma dirección, cuyos productos desempeñan algún papel en el estadio precoz del crecimiento lítico. El otro promotor se orienta en sentido opuesto y obliga a la polimerasa a leer hacia la izquierda, de manera que se transcriba el gen represor. Los dos promotores divergentes se solapan con los sitios operadores, a los cuales se fijan el represor y cro. Este ordenamiento espacial de los promotores y los sitios operadores resulta crucial para el mecanismo del interruptor lambda. Una molécula reguladora unida a su sitio (o sitios) de reconocimiento de la región del operador impide necesariamente que la polimerasa se fije a uno u otro promotor, bloqueando así la transcripción hacia la derecha o hacia la izquierda.

Las dos proteínas

El gen represor de lambda (*c*I) dirige la síntesis de una cadena proteica de 236 aminoácidos. La cadena se pliega formando dos dominios globulares, o subestructuras, unidas por un breve segmento. Uno y otro dominio tienen funciones diferentes. El dominio que contiene el extremo amínico (NH_2) de la cadena se une al ADN operador. El otro dominio, el que lleva el extremo carboxílico (COOH) de la cadena, no desempeña una función directa en la unión con el ADN. Se aprecian en él puntos de fabricación de moléculas aisladas de represor (monómeros) que tienden a formar moléculas dobles (dímeros). La unión que conecta los dominios amínico y carboxílico es particularmente sensible a la rotura por proteasas, enzimas que cortan proteínas; pueden separarse, pues, fácilmente los dos dominios y estudiarse aisladamente.

Un dímero de moléculas de represor se une al ADN con mucha más fuerza que un monómero. Las reacciones de unión son fenómenos intermitentes; una molécula se considera fuertemente unida si se encuentra más a menudo enlazada que suelta. Un dímero del represor se une con fuerza porque, cuando un monómero se separa momentáneamente del ADN, es probable que el otro monómero todavía esté enlazado. Son, por tanto, los dímeros los que se unen a O_R y controlan la expresión génica. Además de los dímeros unidos al operador, las células disponen de otras 200 cadenas represoras más. Aunque la mayoría forman dímeros, muchas permanecen como monómeros libres. La tendencia de los dímeros a disociarse en monómeros tiene, a su vez, importantes implicaciones en la sensibilidad del mecanismo interruptor.

Cro es mucho menor que el represor; su cadena de 66 aminoácidos se repliega en un solo dominio. Al igual que el represor, se une a los sitios de O_R como dímero. El único dominio de cro debe tener, por tanto, un sitio que medie en la dimerización y otro para unirse al ADN.

Para facilitar la comprensión de los elementos esenciales del interruptor genético representaremos un dímero de represor como un par de pesas, y un par de cro como un par de esferas. A cualquiera de los tres sitios de 17 pares de bases que hay en O_R puede unirse un dímero, bien sea de represor o de cro. Una propiedad clave del mecanismo de interruptor es que el represor y cro difieren en su afinidad hacia esos tres sitios. Debido en gran parte a que las dos moléculas reguladoras tienden a unirse a sitios diferentes es por lo que ejercen efectos opuestos sobre la transcripción.

Control génico en un lisógeno

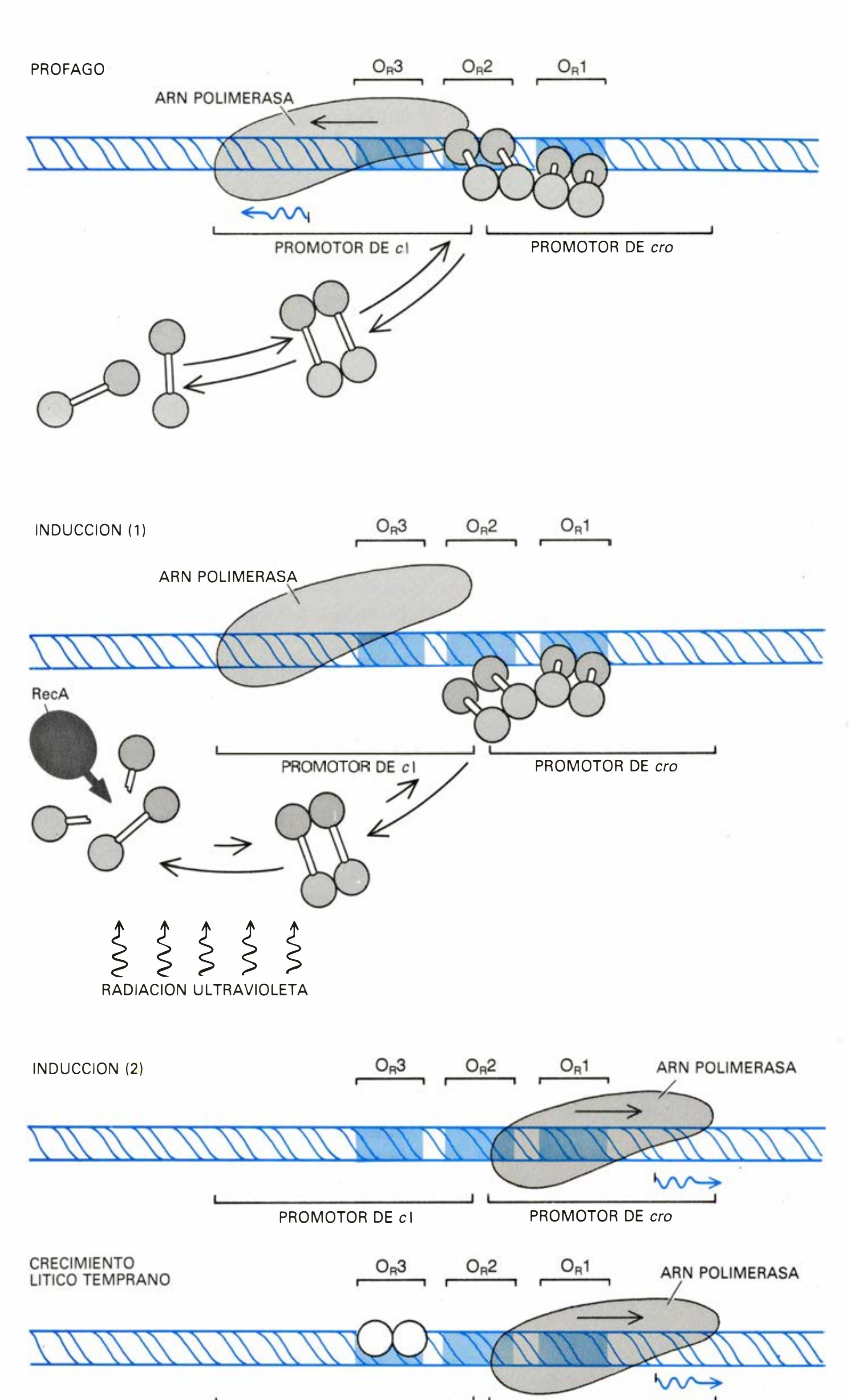
Decíamos que, en el lisógeno, se insertaba ADN vírico en el cromosoma bacteriano y allí permanecía en estado de aletargamiento (latente); los dímeros del represor ocupan en él los puntos O_R1 y O_R2 y dejan O_R3 vacante. Los acontecimientos que conducen a este estado de cosas son como sigue. El represor, atraído con más fuerza al sitio O_R1, se fija allí en primer lugar. Tras la unión de un dímero de represor a O_R1, el sitio O_R2 gana en atracción para otro dímero del represor, y queda ocupado inmediatamente. Sin esta ayuda O_R2 no recibiría represor, a menos que la concentración de dímeros superara el nivel usual en una célula lisogénica. Tal

efecto coadyuvante –la estimulación de un acontecimiento en O_R2 por un hecho semejante en O_R1– es ejemplo del fenómeno denominado cooperatividad.

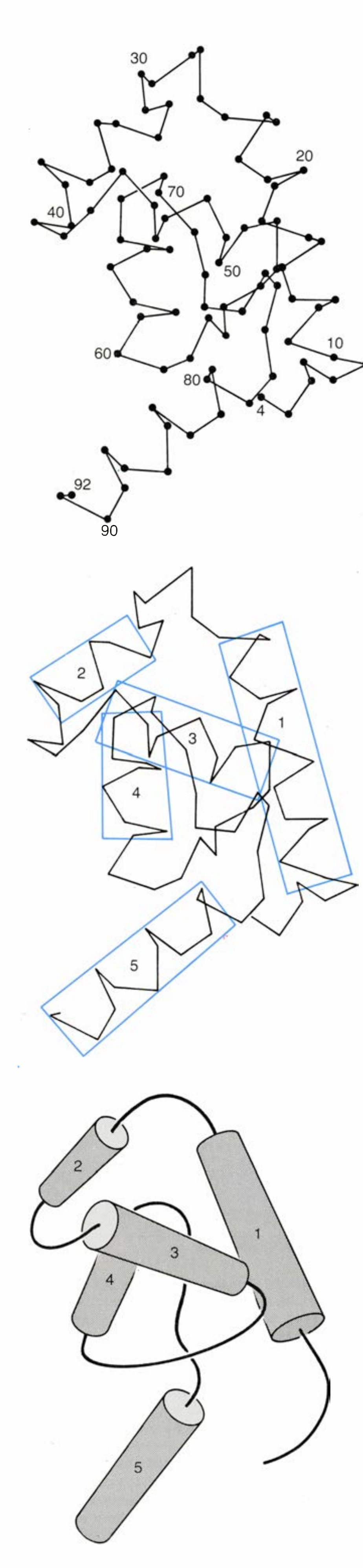
Mientras que los dímeros de represor se unen cooperativamente a los sitios O_R1 y O_R2, el represor unido a O_R2 no suele facilitar la fijación de otro represor en O_R3. Sólo si la concentración de represor aumentase muy por encima de la que normalmente se encuentra en un lisógeno se llenaría O_R3.

¿En qué consiste el mecanismo de la unión cooperativa manifestada por los dímeros de represor? Es probable que el dominio del carboxilo terminal del dímero fijado en O_R1 se ponga en contacto con el dominio carboxílico terminal de otro dímero y ayude así a ese segundo dímero a unirse a O_R2. Sugerimos este mecanismo porque, de acuerdo con los resultados experimentales, la eliminación del dominio carboxilo-terminal anula la cooperatividad del represor. Pero si un dímero situado en O_R1 ayuda a situar otro dímero en O_R2, ¿por qué este segundo dímero no facilita la unión de un tercero a O_R3? La sección de la cadena de represor que se une a los dominios es suficientemente flexible para que el dímero que está en O_R2 se "incline", ya a la derecha, ya a la izquierda, y se ponga en contacto con un represor unido a un ADN adyacente; pero el dímero no puede ponerse simultáneamente en contacto con ambos vecinos. No creemos que un dímero de represor unido a O_R2, llevado allí por contacto con el dímero que está a su derecha (en O_R1), sea libre de "inclinarse" hacia la izquierda e interactuar con otro represor en O_R3. Y nos fundamos en nuestro hallazgo siguiente: en un virus mutante que carecía de O_R1 detectamos una interacción entre los represores unidos a O_R2 y O_R3.

La configuración de los represores en el segmento O_R de un lisógeno (O_R1 y O_R2 llenos y O_R3 vacante) ejerce efectos opuestos sobre la expresión de los genes adyacentes: *cro* y represor. En primer lugar, los represores unidos a los sitios O_R1 y O_R2 enmascaran secuencias de ADN del promotor que dirige hacia la derecha; impiden así que la ARN polimerasa se una a ese promotor. Ello evita la transcripción hacia la derecha y, de esta manera, desconecta *cro* y los demás genes líticos. En segundo lugar, los represores enlazados estimulan de hecho la síntesis de nuevo represor. Cuando los dímeros de represor están unidos a O_R1 y O_R2, la polimerasa se fija al promotor del gen represor y comienza la transcripción hacia la izquierda, con una frecuencia unas diez



6. CONFIGURACION DEL CONMUTADOR en cuatro estadios del ciclo biológico de lambda. Se selecciona la vía lisogénica (en la que el virus permanece latente, como profago) cuando un dímero se une a O_R1, lo que aumenta la probabilidad de que O_R2 se llene inmediatamente con otro dímero. En el profago (*arriba*) los dímeros de represor unidos a O_R1 y O_R2 evitan que la ARN polimerasa se una al promotor que la dirige hacia la derecha, bloqueando así la síntesis de cro (control negativo). Los represores, además, favorecen la unión de la polimerasa al promotor que la dirige hacia la izquierda (control positivo), de modo que se transcribe el gen *c*I a ARN (*línea ondulante*) y se sintetiza más represor, lo que mantiene el estado lisogénico. El profago se induce cuando la radiación ultravioleta activa la proteasa RecA, que rompe los monómeros de represor. Se desplaza así el equilibrio entre monómeros libres, dímeros libres y dímeros unidos, y los dímeros abandonan los sitios del operador; la polimerasa no se ve obligada ya a unirse al promotor de la izquierda y, por tanto, cesa la síntesis de represor. A medida que prosigue la inducción van quedando vacantes todos los sitios del operador, de forma que la polimerasa puede unirse al promotor de la derecha y se sintetiza cro. Durante las primeras fases del crecimiento lítico un dímero de cro se une a O_R3, sitio por el que muestra la mayor afinidad. La polimerasa no puede ahora unirse al promotor de la izquierda, pero el promotor de la derecha ha quedado a su alcance; se fija a él y comienza la transcripción de *cro* y otros genes líticos de la fase temprana. El crecimiento lítico ha prosperado.



veces superior a la que se produce en ausencia de represor. (Este efecto estimulador no se conocía cuando se dio nombre al represor.)

¿Cómo activa el represor la transcripción del gen represor? A nuestro entender, el represor unido a O_R2 toca la polimerasa, ayudándola a unirse al promotor e iniciar la transcripción. La interacción del represor con la polimerasa es, en cierto modo, similar a la interacción cooperativa de dos dímeros de represor. Mientras que los dominios carboxilo-terminales son responsables de la fijación cooperativa de dímeros a O_R1 y O_R2, es, sin embargo, el dominio amino-terminal del represor situado en O_R2 el que influye sobre la fijación de la ARN polimerasa. El represor unido solamente a O_R1 no estimula la unión de la polimerasa con el promotor del gen represor. Para que se transcriba el gen, O_R1 tiene que permanecer intacto, porque allí debe fijarse un dímero del represor que asegure la unión de otro dímero a O_R2.

El conmutador

Cuando un lisógeno de *E. coli*, que alberga un profago lambda, se expone a una señal inductora, es decir a un agente que daña el ADN, como la radiación ultravioleta, se inactiva el represor de lambda. El mecanismo de este efecto fue aclarado en gran parte por Jeffrey W. Roberts, de la Universidad de Cornell, junto con colegas de las Universidades de Cornell y Harvard. Demostraron que la lesión del ADN induce a que una proteína celular, denominada RecA, desempeñe funciones de proteasa. De ordinario RecA cataliza la recombinación de moléculas de ADN. Algún factor producido por lesión del ADN (tal vez pequeños fragmentos monocatenarios de ADN) se une a la proteína y provoca el cambio de actividad a proteasa.

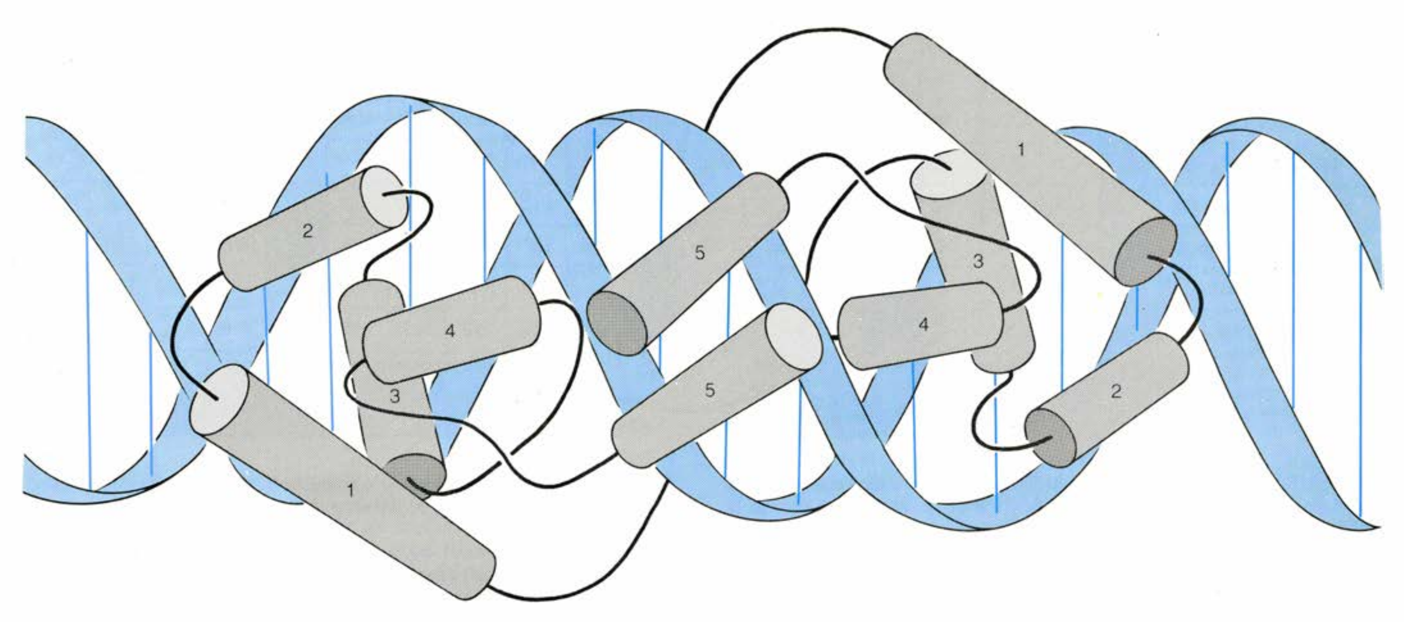
7. ESTRUCTURA del dominio amino-terminal del represor de lambda, determinada por cristalografía con rayos X. El dibujo superior muestra el plegamiento de la cadena de proteína (aplastado en dos dimensiones). Cada punto representa un aminoácido o, más específicamente, el átomo de carbono central de un aminoácido. (No se recogen los tres primeros aminoácidos de la cadena: el principio de la cadena es tan flexible que su posición varía en las distintas moléculas de un cristal.) Cinco regiones de la cadena se disponen en hélice alfa; en el dibujo central se delimitan esas regiones con rectángulos. En el modelo esquemático del dominio (*abajo*), las cinco hélices están representadas por cilindros, conectados por líneas que corresponden a las regiones no helicoidales del dominio. La hélice 3 sobresale de la superficie, extendiéndose, bajo este ángulo de visión, hacia arriba. Del extremo amínico de la hélice 1 se proyecta un brazo flexible.

La proteasa corta los monómeros del represor de lambda por algún punto situado entre los dos dominios, separando así el dominio carboxilo-terminal del dominio amino-terminal. Los fragmentos amino-terminales no se dimerizan con facilidad, de ahí que la eficacia de su unión al operador sea baja. En consecuencia, el equilibrio que favorece la unión del represor al ADN se invierte. Los dímeros unidos que se separan del ADN se disocian; los monómeros resultantes se degradan. Desciende la concentración de dímeros de represor en la célula y pronto quedan vacantes los sitios O_R1 y O_R2.

Se siguen de ello dos consecuencias importantes. En primer lugar, disminuye la síntesis de nuevo represor, porque no hay represor unido a O_R2 que estimule la transcripción del gen represor. En segundo lugar, el promotor que dirige hacia la derecha queda liberado de la represión. Ahora, la ARN polimerasa puede llegar al promotor de la derecha y transcribir *cro* y otros genes requeridos para el crecimiento lítico.

Mencionábamos más arriba que cro se fijaba a los tres mismos sitios de O_R que el represor, aunque se unía, de preferencia, a un sitio opuesto al del represor. En esta diferencia radica el mecanismo conmutador y se explican los efectos fisiológicos opuestos del represor y de cro. Cro se fija con más intensidad a O_R3; sólo a elevadas concentraciones ocupa O_R1 y O_R2. A diferencia de los dímeros de represor, los dímeros de cro no se fijan cooperativamente a sitios adyacentes del ADN, ni cro facilita la unión de la ARN polimerasa al promotor.

En cuanto el operador queda libre de represor se inicia la síntesis de cro. Las primeras moléculas de cro recién sintetizadas se fijan a O_R3. En esta posición, un dímero de cro cubre parte del promotor del gen represor impidiendo la transcripción del gen represor y, por ende, la síntesis de represor. Por otro lado, en la posición O_R3 cro no interfiere la unión de la polimerasa al promotor hacia la derecha; la transcripción hacia la derecha de *cro* y de cierto número de genes líticos tempranos transcurre sin ningún impedimento. Se ha disparado el conmutador genético; el virus latente se ve conminado a crecer de forma lítica. Mientras persiste el crecimiento lítico, la concentración de cro aumenta hasta que llena O_R1 y O_R2, así como O_R3. Con lo que cesa la transcripción de los genes líticos tempranos, *cro* incluido. La represión retardada de la transcripción hacia la derecha, que detiene la síntesis de productos reque-



8. DOS DOMINIOS AMINO-TERMINALES de un dímero se unen al ADN en la forma, verosímil, que se esquematiza aquí. Los dominios, dispuestos simétricamente, cubren sólo uno de los sitios del operador. (Se han rotado aquí los dominios para que la hélice 3 esté lo más cerca posible del ADN.) La hélice 3 de cada dominio se proyecta hacia el interior del surco principal del ADN, donde presumiblemente entra en contacto con bases específicas. Puede que la hélice 2 establezca contacto con el esqueleto del ADN y las hélices 5 de los dos dominios interactúen entre sí para estabilizar el complejo.

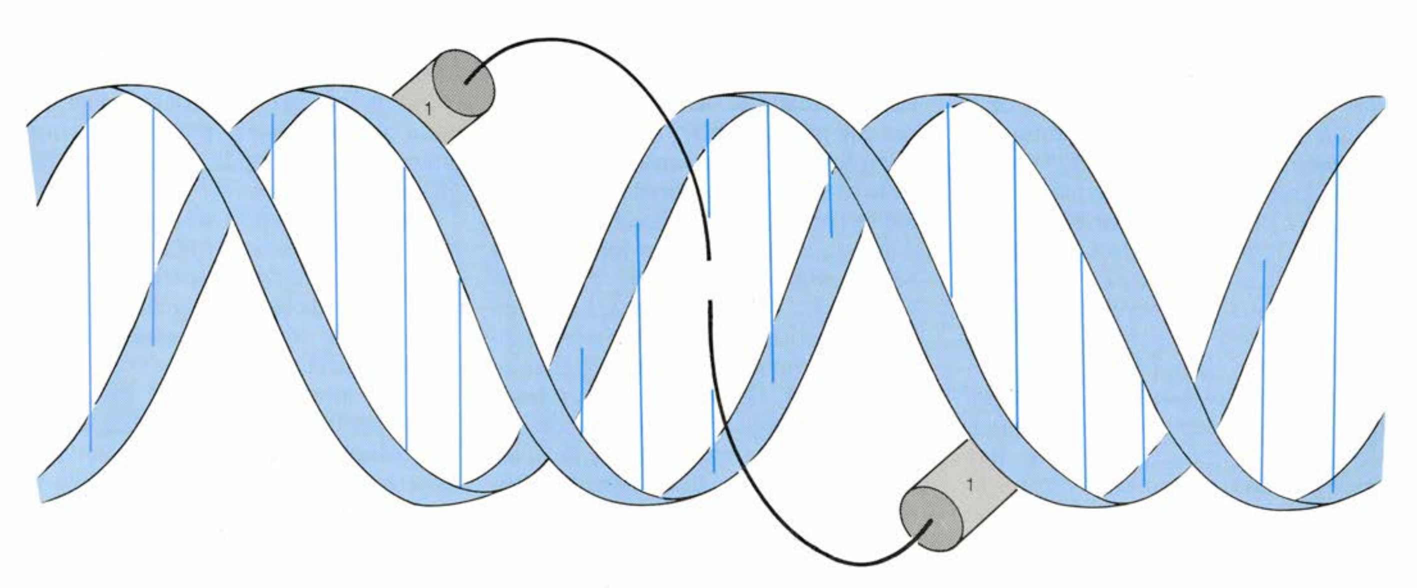
ridos en los estadios tempranos del crecimiento del virus, parece necesaria para que los últimos estadios se desarrollen conforme al protocolo.

Sensibilidad del conmutador

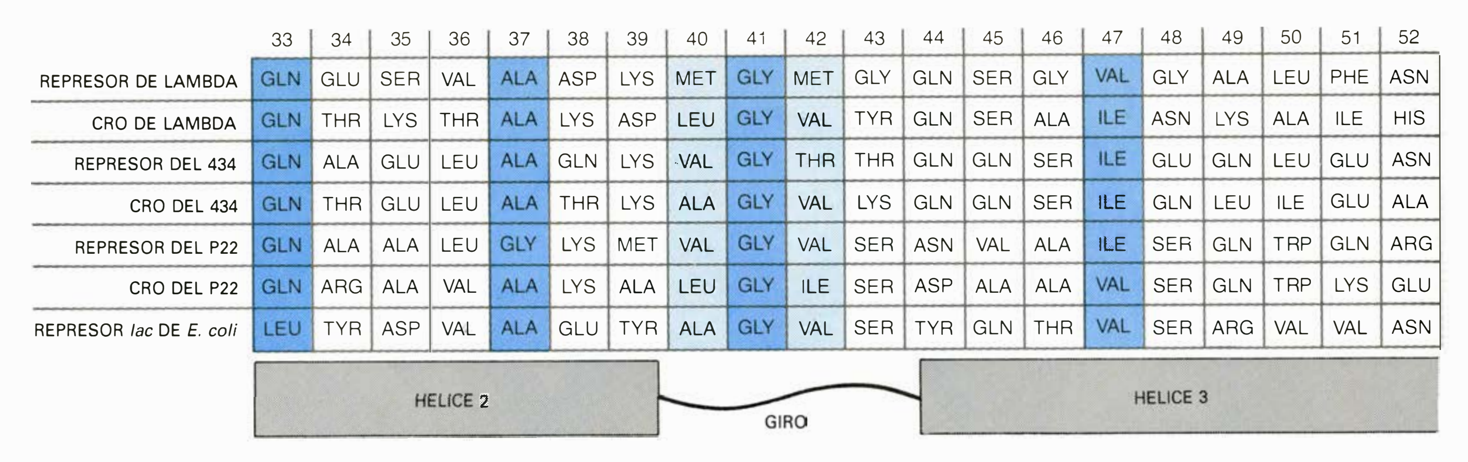
El conmutador genético que hemos descrito, muy estable por lo común, se dispara fácilmente en respuesta a ciertas señales del ambiente. Mientras que el profago de un lisógeno sólo se induce espontáneamente en una de cada millón de divisiones celulares, un tratamiento pasajero con un agente inductor desencadena la inducción plena en casi todas las células del cultivo bacteriano, por no decir todas.

Varias son, a nuestro juicio, las características del diseño del conmutador que contribuyen a su sensibilidad: dimerización del represor, naturaleza cooperativa de la unión del represor al ADN y activación por el represor de su propia síntesis. Un análisis cuantitativo pormenorizado rebasa los límites de este artículo, pero podemos dar una visión general de las ideas fundamentales. Al separar RecA los monómeros del represor de lambda, la concentración celular de dímeros del represor sin fijar desciende rápidamente. (La concentración de dímeros varía con el cuadrado de la concentración del monómero.) Cuando un dímero de represor unido cooperativamente al operador se desprende del ADN tiende a disociarse en monómeros, que se degradan antes de que puedan volverse a fijar. A medida que el operador va quedando vacante, la tasa de síntesis de nuevo represor desciende, ya que la transcripción continuada del gen represor depende de la activación por represores unidos al ADN.

Las tres características especiales del conmutador se combinan para amplificar el efecto del episodio desestabilizador inicial: la separación de los monómeros de represor por RecA. La inactivación del represor conduce rápidamente a la síntesis de cro; ésta, a su vez, anula la posterior síntesis de represor y conmina al fago a seguir el ciclo



9. BRAZOS FLEXIBLES del extremo amínico de la hélice 1 de cada dominio, que se extienden en torno a la "parte posterior" del ADN y establecen contactos con el surco principal. Se cree que los brazos envuelven al ADN después de que el dímero se haya unido a la "parte delantera" del ADN.



	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52
REPRESOR DE LAMBDA	GLN	GLU	SER	VAL	ALA	ASP	LYS	MET	GLY	MET	GLY	GLN	SER	GLY	VAL	GLY	ALA	LEU	PHE	ASN
CRO DE LAMBDA	GLN	THR	LYS	THR	ALA	LYS	ASP	LEU	GLY	VAL	TYR	GLN	SER	ALA	ILE	ASN	LYS	ALA	ILE	HIS
REPRESOR DEL 434	GLN	ALA	GLU	LEU	ALA	GLN	LYS	VAL	GLY	THR	THR	GLN	GLN	SER	ILE	GLU	GLN	LEU	GLU	ASN
CRO DEL 434	GLN	THR	GLU	LEU	ALA	THR	LYS	ALA	GLY	VAL	LYS	GLN	GLN	SER	ILE	GLN	LEU	ILE	GLU	ALA
REPRESOR DEL P22	GLN	ALA	ALA	LEU	GLY	LYS	MET	VAL	GLY	VAL	SER	ASN	VAL	ALA	ILE	SER	GLN	TRP	GLN	ARG
CRO DEL P22	GLN	ARG	ALA	VAL	ALA	LYS	ALA	LEU	GLY	ILE	SER	ASP	ALA	ALA	VAL	SER	GLN	TRP	LYS	GLU
REPRESOR *lac* DE *E. coli*	LEU	TYR	ASP	VAL	ALA	GLU	TYR	ALA	GLY	VAL	SER	TYR	GLN	THR	VAL	SER	ARG	VAL	VAL	ASN

10. COMPARACION ENTRE LAS SECUENCIAS de aminoácidos de siete proteínas reguladoras de tres virus y de *E. coli*. La región comparada se extiende a lo largo de la zona denominada hélice-giro-hélice (hélice 2, hélice 3 y la unión entre ambas), definida por cristalografía con rayos X del represor y cro de lambda (*dibujo de la derecha*). En cuatro posiciones se conservan los aminoácidos con notable consistencia: los correspondientes al aminoácido 33 del represor de lambda (casi siempre glutamina), el 37 (casi siempre alanina), el 41 (siempre glicocola) y el 47 (siempre valina o isoleucina, que son funcionalmente equivalentes). Además, los aminoácidos situados a ambos lados de la glicocola de la posición 41 son invariablemente hidrófobos, es decir, repelen el agua. El dibujo muestra las posiciones de estos aminoácidos que se conservan en la región hélice-giro-hélice. La glicocola suele hallarse en un determi-

lítico, como expusimos antes. El conmutador de lambda equilibra el sistema de tal manera que un cambio moderado en la concentración intracelular de represor –menos de diez veces– ejerce un efecto drástico sobre la expresión génica.

Hemos estudiado conmutadores comparables en otros dos fagos moderados de bacterias: el fago 434, que también infecta *E. coli*, y el fago P22, que infecta una bacteria diferente, *Salmonella*. Como lambda, estos virus pueden convertirse en profagos fácilmente inducibles por radiación ultravioleta. Y nos hemos encontrado con que 434 y P22 poseen conmutadores similares al de lambda; las correspondencias son notables. El represor, cro y el operador de 434 y de P22 difieren sólo en detalles de los homónimos de lambda; en los tres casos hallamos las mismas características siguientes: un operador tripartito, un represor y una cro que se unen a sitios preferentes opuestos, estimulación por el represor de su propia síntesis, unión cooperativa del represor a los sitios O_R1 y O_R2 y dímeros de represor que se separan fácilmente en monómeros sensibles a la rotura por la proteasa RecA. La amplia difusión de estas tres características refuerza nuestra opinión de que se trata de importantes componentes de la forma de operar el conmutador.

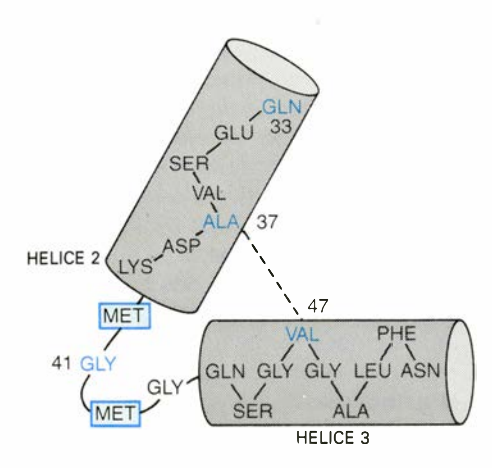
El análisis del conmutador presentado más arriba deja abiertas cuestiones del máximo interés: ¿Por qué se fijan selectivamente el represor y cro a los sitios operadores y no a otras regiones del ADN? ¿Existe una estrategia común, utilizada por todas las proteínas reguladoras, para reconocer secuencias de bases específicas? ¿Hasta qué punto es válida la idea de que el represor estimula la transcripción de su propio gen al ponerse en contacto con la ARN polimerasa? Antes de responder a estas preguntas debemos considerar la estructura tridimensional del represor y de cro.

Estructura y función de la proteína

Junto con Mitchell Lewis, uno de nosotros (Pabo) ha determinado la estructura tridimensional precisa del dominio amino-terminal del represor de lambda, es decir, el sector de la molécula que se une al ADN. Tras intentar sin éxito la cristalización de la molécula intacta del represor, para su análisis por cristalografía por rayos X, se separó el dominio amino-terminal del carboxiloterminal mediante tratamiento con el enzima papaína. Se purificó entonces el dominio amino-terminal, se cristalizó y los cristales se analizaron por difracción de rayos X. Este método proporciona un mapa de densidades electrónicas que puede revelar, al interpretarlo, la posición de cada uno de los átomos de la proteína. Se observó que el dominio amino-terminal tenía cinco regiones donde la cadena proteica formaba una hélice alfa, configuración particularmente estable que contemplamos en muchas proteínas. Las cinco hélices alfa se conectaban por cuatro regiones no helicoidades. En el mismo extremo amínico se proyectaba, desde el cuerpo del dominio, un brazo largo y flexible.

El conocimiento de la estructura tridimensional del dominio del represor que se fija al ADN permitió a Pabo y Lewis proponer un modelo aceptable de unión del represor a un sitio operador. Según el modelo, los dos dominios amino-terminales de un dímero se encajan frente a un único sitio de unión del represor, situado en el operador. Una hélice alfa (hélice 3) se proyecta desde la superficie de cada dominio y se encaja limpiamente en el surco mayor de la superficie de la doble hélice del ADN. Una hélice alfa adyacente (hélice 2) se halla también próxima al ADN, aunque no se proyecta al interior de ninguno de los dos surcos; parte de la hélice 2 puede estar en contacto con el esqueleto de ADN. Además, el brazo flexible que se extiende desde cada molécula de represor rodea el ADN cerca del centro del sitio operador. Creemos que entre los aminoácidos de la hélice alfa 3 y las posiciones de los pares de bases expuestos en el surco mayor del ADN se forman varios enlaces químicos, débiles pero específicos. El brazo flexible también establece contactos específicos sobre la "parte trasera" de la hélice, de nuevo en el surco mayor. Estamos tratando ahora de descubrir exactamente qué aminoácidos interactúan con cada base y, por tanto, de qué manera determinan la especificidad los diversos contactos.

Una comparación de la estructura del dominio amino-terminal del represor de lambda con la estructura de la cro de lambda sugiere que bajo los mecanismos de interacción específica entre las distintas proteínas y el ADN subyace cierto número de principios fundamentales. Brian W. Matthews y sus colegas, de la Universidad de Oregón, hicieron pública el año pasado la estructura de cro. En algunos aspectos, las dos proteínas difieren bastante. Cro carece del brazo amino-terminal que el represor tiende en torno al ADN; a diferencia del represor, cro tiene regio-



nado tipo de giro brusco de las cadenas proteicas. El contacto entre las cadenas laterales de la alanina en posición 37 y la valina en posición 47 controla la distancia entre ellas (*línea a trazos*) y ayuda a establecer el ángulo entre la hélice 2 y la hélice 3. (Los dibujos de este artículo son de Alan D. Iselin.)

nes donde la cadena de proteína se dispone según una estructura denominada plegamiento en beta ("beta pleated sheet"). Hay fragmentos de la molécula que muestran un destacado parecido. Cro posee tres hélices alfa; la tercera de las cuales se proyecta desde cada monómero y se encaja en el surco mayor del ADN. La segunda hélice de cro, como la hélice 2 del represor, está en una posición próxima al ADN y puede establecer contacto con el esqueleto de azúcar-fosfato del ADN. Aunque la disposición en el espacio de las hélices 2 y 3 es la misma en el represor y en cro, la secuencia de aminoácidos de las hélices no lo es. Como cabía esperar: creemos que son precisamente las diferencias en la secuencia (en la hélice 3 sobre todo) las que permiten al represor y a cro establecer contactos específicos diferentes en el surco mayor y discriminar así entre los tres sitios de unión similares (aunque sutilmente diferentes) que hay en el operador.

La disposición espacial de las hélices 2 y 3 en el represor y en cro pueden compartirla otras muchas proteínas que se unen al ADN. Thomas A. Steitz y sus colegas, de la Universidad de Yale, determinaron la estructura de la proteína CAP, una proteína reguladora de *E. coli*. También posee dos hélices alfa en una región que puede entrar en contacto con el ADN. Los grupos de Matthews y de Steitz, al comparar sus hallazgos, observaron que la disposición espacial de las dos hélices alfa de CAP era virtualmente idéntica a la disposición de las hélices de cro. Hoy sabemos que también es la misma que caracteriza a las hélices 2 y 3 del represor.

El grupo de Matthews, y otro encabezado por Robert T. Sauer, del Instituto de Tecnología de Massachusetts, han observado además que las secuencias de aminoácidos de un gran número de proteínas que se unen a sitios específicos del ADN se corresponden de una manera limitada, aunque notable. Las semejanzas sugieren que, en cada caso, unos pares de hélices, ordenados como las hélices 2 y 3 del represor lambda, se unen al ADN. A nuestro entender, una hélice análoga a la hélice 2 del represor de lambda y cro de lambda entra en contacto con el esqueleto de ADN, en cada caso. La otra hélice, análoga a la hélice 3, encajaría en el surco mayor del ADN. Los distintos aminoácidos situados a lo largo de la última hélice interaccionarían así con una determinada secuencia de bases del ADN, lo que permitiría a la proteína encontrar su sitio operador.

Control positivo

El modelo de estructura del represor que presentamos apoya nuestra propuesta, basada originalmente en experimentos bioquímicos y genéticos, sobre el mecanismo a través del cual el represor estimula la transcripción de su propio gen. Como recordará el lector, decíamos que un dominio amino-terminal del represor unido a O_R2 se ponía en contacto con la ARN polimerasa y le ayudaba a unirse al promotor. El conocimiento de la estructura del represor permitió especificar la orientación exacta del represor cuando está unido a O_R2. Aunque se sabe poco acerca de la estructura de la ARN polimerasa, conseguimos describir qué región del ADN sería cubierta por una molécula de ARN polimerasa unida al promotor; y, a partir de aquí, predecir qué superficie de un represor adyacente ligado al ADN podría tocar a la polimerasa. Nuestro modelo sugería que la polimerasa se ponía en contacto con el represor en la región de la hélice 2 del represor y en la curva entre la hélice 2 y la hélice 3. Cabe suponer que la secuencia particular de aminoácidos situada a lo largo de esta superficie del represor promueve una fructífera interacción con la polimerasa. Si se cambiase la secuencia, probablemente el represor perdería su capacidad de estimular la unión de la polimerasa.

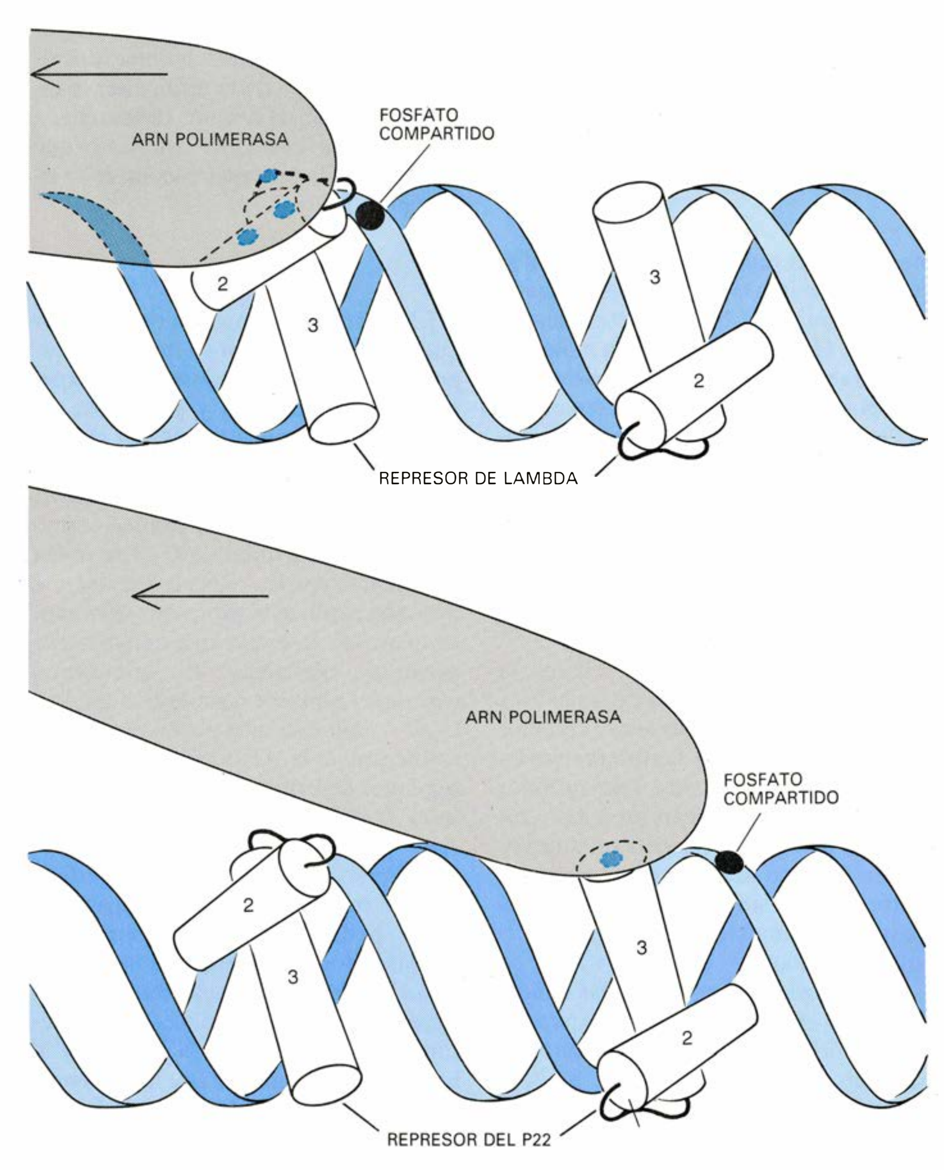
Para someter nuestra hipótesis a prueba, varios investigadores de nuestro laboratorio aislaron una clase de mutante de virus lambda cuyos represores se unían con normalidad (o casi) al ADN y habían perdido la capacidad de estimular la unión de la polimerasa; en los represores del mutante estaba intacto el sitio de unión al ADN, pero se había dañado el sitio que se ponía en contacto con la polimerasa. Al determinarse la secuencia de aminoácidos de los tres represores mutantes se observó que cada proteína tenía una única sustitución de un aminoácido, bien en la hélice 2 o en la curva que conectaba la hélice 2 con la hélice 3. Todos los cambios se localizaban en la superficie de la proteína que, según habíamos predicho, debía ponerse en contacto con la polimerasa. Es más, todos ellos aumentaban la carga positiva de la superficie. Que el aumento de carga positiva desempeñe un papel en la reducción de la influencia del represor sobre la polimerasa es algo que no podremos asegurar hasta que se disponga de más datos sobre la estructura de la polimerasa.

Nuestro análisis indica que, en el caso del represor de lambda, los requerimientos para un control positivo de la transcripción (activación génica) son más sutiles que las exigencias para un control negativo (represión). Para que la proteína actúe de represor sólo necesita unirse fuertemente al ADN y cubrir una región de éste que de otra forma quedaría ocupada por la ARN polimerasa unida a un promotor. Por el contrario, para actuar como regulador positivo, el represor no sólo debe unirse al ADN muy cerca del promotor, sino que además ha de presentar, sobre la superficie apropiada, los aminoácidos adecuados para ponerse en contacto con la polimerasa.

Dos de nuestras propuestas –que muchos represores se unen al ADN por medio de dos hélices alfa con la misma disposición espacial y que actúan como reguladores positivos al hacer contacto con la polimerasa– llevan implícita una predicción que ha recibido un espléndido espaldarazo de un experimento reciente. Lo que nosotros avanzábamos concernía al represor del virus P22, cuya estructura sigue sin resolverse. Supusimos que reconocía al ADN por medio de dos hélices alfa dispuestas como las hélices 2 y 3 del represor de lambda y que, cuando se unía a su O_R2 estimulaba la transcripción de su propio gen al entrar en contacto con la ARN polimerasa. Sabíamos que entre el represor de P22 y el de lambda existía una interesante divergencia: la relación espacial entre la polimerasa en el promotor y el represor en O_R2 difería en ambos virus. Nuestros modelos predecían que, en oposición a lo que sucedía en el caso de lambda, la superficie del represor de P22 que entraba en contacto con la polimerasa estaría en el extremo carboxílico de la hélice 3, el extremo más aleja-

do de la hélice 2 [*véase la ilustración 11*]. Se aisló un mutante del represor P22 que se unía al ADN y que había perdido su capacidad de estimular la transcripción de su gen. Se observó en él un aminoácido cambiado, precisamente en la región predicha. El cambio aumentaba la carga positiva sobre la superficie de la proteína, como en el caso de los correspondientes mutantes de lambda.

De los resultados se desprende que el represor de lambda y el represor de P22 actúan de reguladores positivos de la transcripción al ponerse en contacto con la misma región de la ARN polimerasa; en cada caso, sin embargo, se trata de una región diferente del represor la que entra en contacto con la polimerasa. Más todavía. Tales resultados aumentan nuestra confianza en que la disposición común de las dos hélices alfa desempeña un papel crucial en muchas interacciones proteína-ADN. Queda por ver si es éste un patrón general de la naturaleza.



11. SOSTIENE LA HIPOTESIS DEL CONTROL POSITIVO que los represores activan su propia síntesis al ponerse en contacto con la ARN polimerasa y ayudarla a unirse al promotor; se apoya en experimentos realizados con represores mutantes. El dibujo superior muestra las hélices 2 y 3 de dos dominios amino-terminales de lambda unidos a O_R2 y una molécula de polimerasa unida al promotor *c*I. (Se omite el resto del dominio del represor.) Conocemos las posiciones relativas del represor y de la polimerasa habida cuenta de que un determinado grupo fosfato (*punto negro*) del esqueleto del ADN se halla en contacto con un dímero de represor situado en O_R2 y con una molécula de polimerasa unida al promotor. En tres represores mutantes incapaces de activar la polimerasa la sustitución del aminoácido responsable de esta incapacidad está en la hélice 2, o bien en la curva entre la hélice 2 y la hélice 3 (*puntos de color*). Se encuentran todos sobre la superficie del represor más cercana a la polimerasa, lo que sugiere que para la activación de ésta se requiere algún contacto represor-polimerasa. Un experimento similar se efectuó con el represor del virus P22. Aunque no se conoce su estructura, el modelo de aminoácidos que se conservan apunta hacia el mismo ordenamiento que las hélices 2 y 3 de lambda. En P22, sin embargo, los datos sobre el "fosfato compartido" sugieren que la superficie del represor que se pone en contacto con la polimerasa está en el final de la hélice 3 más alejado de la hélice 2. Se ha aislado un represor mutante de P22 que no puede activar la polimerasa. Su aminoácido alterado (*en color*) se encontró en el sitio predicho.

Glubolas

Se trata de "átomos de color", estados ligados de la partícula que transmite la fuerza de color, la fuerza más intensa conocida. Quizá se hayan detectado algunos en experimentos de alta energía

Kenzo Ishikawa

¿Podemos imaginarnos un átomo de luz? El fotón, la unidad cuántica de luz, es también el portador de la fuerza electromagnética que mantiene ligado a un átomo ordinario. Toda partícula de materia que tiene carga eléctrica puede emitir o absorber un fotón; en un átomo, los electrones están ligados al núcleo por un intercambio continuo de fotones. En un átomo de luz, dos fotones podrían estar ligados entre sí mediante intercambio de otros fotones.

Sucede que no puede crearse un átomo semejante, por la sencilla razón de que el propio fotón carece de carga eléctrica: un fotón no puede emitir ni absorber otro fotón. Pero ocurre también que un sistema ligado análogo sí puede existir en el nivel siguiente de la estructura de la materia. Y la verdad es que cabe que se haya observado ya. El análogo del átomo de luz está formado por gluones, que son los portadores de la fuerza básica de la naturaleza conocida por interacción fuerte o fuerza de color. Misión de los gluones es mantener unidos a los quarks, que son los constituyentes de los protones, neutrones y muchas partículas relacionadas con ellos. Los quarks poseen la propiedad denominada carga de color, y toda partícula dotada de tal carga puede emitir o absorber un gluon. En este sentido, el papel del gluon recuerda el del fotón; ambas partículas comparten otras características: no tienen masa y se mueven a la velocidad de la luz. También discrepan: el fotón es eléctricamente neutro, en tanto que el gluon posee una carga de color. En consecuencia, el "pegamento o gluten" (*glue*) que une los quarks entre sí puede también unirse consigo mismo. Dos gluones estarán capacitados para formar una partícula compuesta y mantenida firme por el intercambio de otros gluones. Los físicos llaman a tales partículas "glubolas". [En inglés "glueballs"; se las ha llamado también con cierta impropiedad "gluonia".]

Si las glubolas existen, debe ser posible crearlas en experimentos que se realicen con los mismos aceleradores de partículas que producen combinaciones de quarks de alta energía. Los informes recientes de que esas partículas pudieran haberse detectado se fundan en tales experimentos; pero quedan puntos obscuros sobre la identificación real de las mismas. La causa de semejante suspicacia no deja de ser paradójica: al parecer, esos estados de la materia, los más exóticos, son tan prosaicos en sus propiedades externas que resulta difícil distinguirlos de las partículas ordinarias compuestas de quarks.

La idea de que una fuerza debe transmitirse a través de una partícula intermediaria guarda estrecha relación con otra, mucho más antigua, según la cual no hay acción a distancia. La idea de las partículas intermediarias entró en la teoría mecánico-cuántica, en 1934, de la mano del físico japonés Hideki Yukawa. Yukawa pretendía desentrañar la fuerza que ligaba los protones y neutrones en el núcleo atómico, el único ejemplo entonces conocido de la fuerza nuclear fuerte. Sugirió que la fuerza se transmitía por una partícula cuya masa sería de unas 200 o 300 veces la masa del electrón.

En su estimación de la masa, Yukawa se apoyaba en otra hipótesis suya, a saber: el alcance de una fuerza era inversamente proporcional a la masa de la partícula que la transmitía. Se sabía que la interacción entre el protón y el neutrón tenía un alcance extremadamente corto, del orden de 10^{-13} centímetros, lo que implicaba una masa bastante grande. En 1947, se descubrió en la radiación cósmica una partícula cuya masa multiplicaba unas 275 veces la del electrón; vióse que interaccionaba fuertemente con el protón y el neutrón. La partícula era el mesón pi y su descubrimiento constituyó una vigorosa confirmación de la conjetura de Yukawa.

La intensidad de la fuerza electromagnética entre dos partículas cargadas eléctricamente viene dada por la ley de Coulomb: la fuerza es directamente proporcional al producto de las cargas e inversamente proporcional al cuadrado de la distancia entre ellas. El alcance de la fuerza de Coulomb parece ser infinito y así, según la teoría de Yukawa, la masa en reposo del fotón es cero.

Por tener también el gluon una masa en reposo nula, cabría esperar que la fuerza de color mediada por el gluon fuese una fuerza de alcance infinito. En un sentido formal, el alcance de la fuerza de color puede ser, ciertamente, infinito; ahora bien, las interacciones mediadas por los gluones no se han observado nunca a distancias mayores de unos 10^{-13} centímetros, lo que se acerca al alcance de la fuerza mediada por el mesón pi. La similitud del alcance no es mera coincidencia: se cree que la interacción mediada por el mesón pi es el resultado neto de sucesos que pueden describirse, en una escala más fina, como interacciones mediadas por gluones. (De la misma manera que un enlace interatómico en una molécula es el resultado neto de las interacciones electromagnéticas, causadas, en última instancia, por el intercambio de fotones entre electrones y protones.) El alcance observado de la fuerza de color sigue siendo, sin embargo, paradójico; todo indica hoy que, para comprender las observaciones, es necesario postular la existencia de las glubolas.

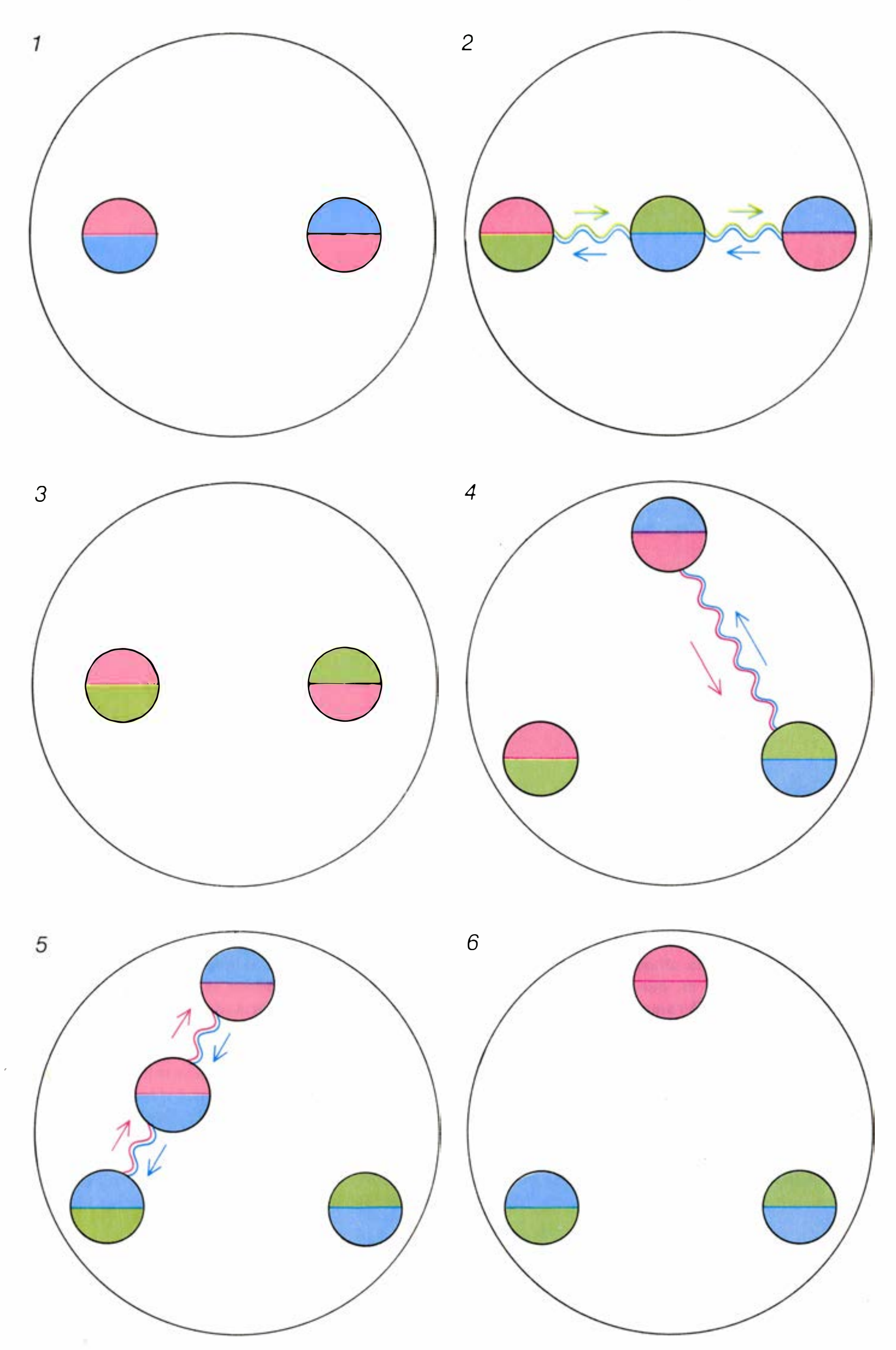
En 1964, Murray Gell-Mann y George Zweig, del Instituto de Tecnología de California, propusieron, cada uno por su cuenta, que todas las partículas sujetas a la fuerza nuclear fuerte estaban formadas por constituyentes más elementales: las partículas que el primero de ellos llamó quarks. Las partículas sujetas a la fuerza fuerte reciben el nombre de hadrones. El modelo de quarks se introdujo con el propósito de clasificar la proliferación de nuevos hadrones que se generaban en los experi-

mentos con aceleradores. Gell-Mann sugirió que todos los hadrones de la materia ordinaria estarían formados por dos sabores o clases de quarks, el quark "arriba" (*up*), de sabor *u*, y el quark "abajo" (*down*), de sabor *d*. Así, el protón consta de dos quarks *u* y un quark *d* (*uud*); el neutrón, de un quark *u* y dos quarks *d* (*udd*). Un tercer quark, llamado quark "extraño" (*strange*), de sabor *s*, se introdujo para explicar la existencia de ciertas partículas con vidas medias extrañamente largas. Se postularon los tres antiquarks respectivos: antiarriba ($\bar{u}$), antiabajo ($\bar{d}$) y antiextraño ($\bar{s}$). El mesón pi, dotado de carga positiva, está formado por un quark *u* y un antiquark $\bar{d}$ ($u\bar{d}$). Desde entonces se han descubierto al menos dos sabores más de quarks; son los llamados "encantado" (*charm*), o *c*, y el quark "fondo" (*bottom*), o *b*.

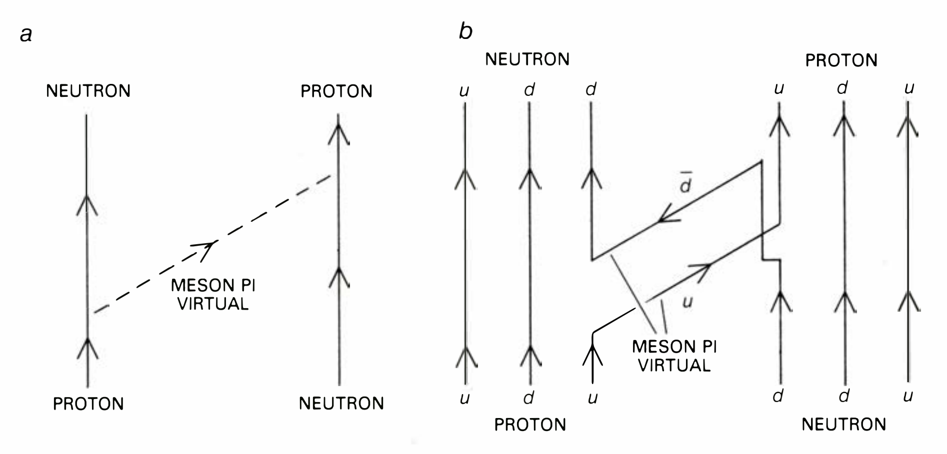
Rasgo característico del modelo de quarks es el poseer, cada uno de ellos, una carga eléctrica fraccionaria. La carga del quark *u* es +2/3 (en unidades de la carga del protón); la del quark *d*, −1/3. En un hadrón, los quarks se combinan de manera tal que la carga eléctrica del sistema ligado resulte ser, invariablemente, un múltiplo entero de la carga del protón. En el caso del propio protón la carga es 2/3 + 2/3 − 1/3, es decir + 1; la carga del neutrón es 2/3 − 1/3 − 1/3, o sea, 0.

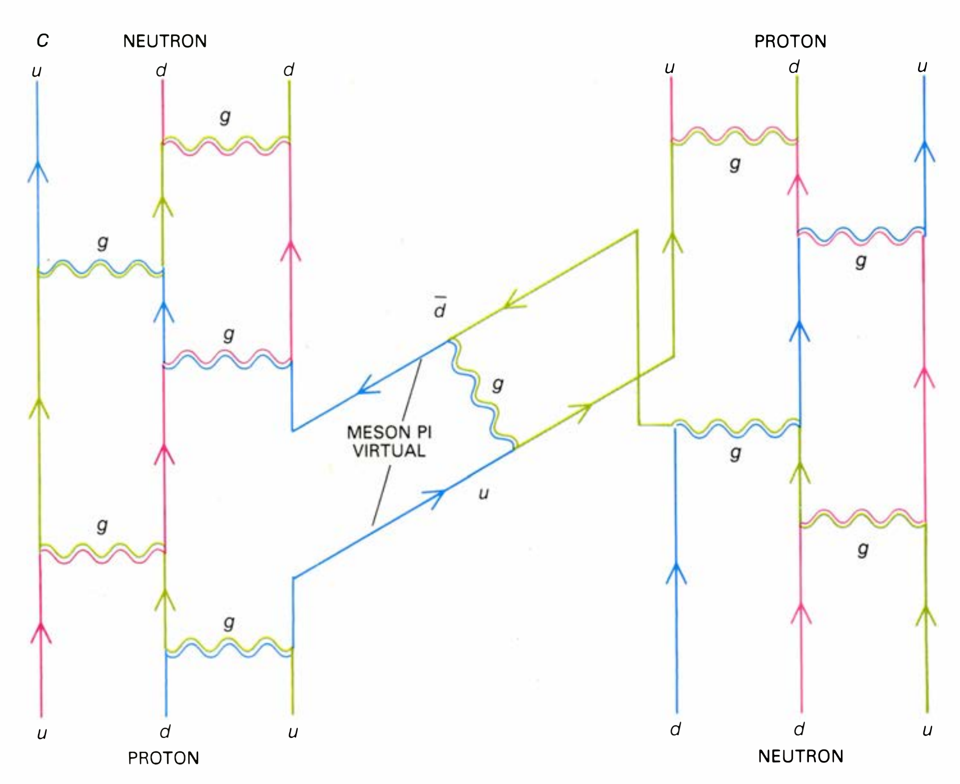
De esta manera, la carga eléctrica de todo hadrón conocido puede explicarse como una suma de cargas de quarks. Sin embargo, si exceptuamos algunos experimentos, pocos y controvertidos, no se ha observado en la naturaleza ninguna carga fraccionaria. En el caso de que se aislara una carga tal, parecería cosa relativamente fácil distinguirla de las demás partículas de su alrededor, de carga entera. Debido al fracaso en la detección de cargas fraccionarias, muchos físicos se mostraron, en un comienzo, poco dispuestos a aceptar la existencia de los quarks más allá de un montaje ingenioso, aunque ficticio, que permitía hacer predicciones sobre los hadrones. Pero cuando se descubrieron más hadrones y vióse que otras características suyas se ajustaban al modelo de quarks, la realidad de éstos se impuso con mayor verosimilitud. No se discutía ya si los quarks existían o no; la pregunta se había desplazado: ¿por qué no se detectaban nunca aislados?

Surge otra cuestión afín cuando se aborda el espín, de los quarks, es decir, su momento angular intrínseco. El espín de una partícula tiene las mismas propiedades que el de una peonza, con la salvedad de que el espín de la partícula está cuantificado: debe tomar valores enteros o semienteros cuando se expresa en unidades fundamentales. Las partículas cuyo espín es un entero (como 0, 1 o 2) se llaman bosones; ejemplos son el mesón pi (de espín 0) y el fotón y el gluon (de espín 1). La energía de un conjunto de bosones se distribuye entre los bosones individuales de acuerdo con una distribución estadística llamada estadística de Bose-Einstein. Las partículas cuyo espín es un semientero (1/2, 3/2 o 5/2) se llaman fermiones; el electrón, el protón, el neutrón y todos los quarks son fermiones de espín 1/2. La energía de un



1. CONSTITUYENTES DE LAS GLUBOLAS son los gluones, partículas cuyo papel en la estructura de la materia suele ser el de mantener unidos a los quarks; estos últimos son los componentes del protón, del neutrón y de muchas partículas afines. En una glubola, los gluones se ligan entre sí en una estructura compuesta, sin quarks. Cada gluon tiene la propiedad llamada color; de hecho, el gluon puede representarse como portador de un color (mostrado aquí en la parte superior de cada círculo) y de un anticolor (mitad inferior). Los colores son nombres arbitrarios de propiedades matemáticas, sin la menor relación con los colores del espectro. Los gluones intercambian continuamente nuevos gluones coloreados. En cuanto se ha emitido un gluon, éste puede, a su vez, emitir otro. En consecuencia, una glubola formada inicialmente por dos gluones puede convertirse en un estado ligado de tres o más; el número de gluones en una glubola no es una cantidad que esté definida. Entre gluones cabe el intercambio de cualquier combinación de colores y anticolores; la única restricción impuesta es la de que no puede generarse un color resultante. De esta manera, la glubola entera permanece "incolora", o neutra con respecto al color.





2. TRES NIVELES DE EXPLICACION ADMITE LA FUERZA FUERTE, que une el protón y el neutrón en el núcleo de un átomo. En el primer nivel, podemos imaginárnosla actuando a través del intercambio de un mesón pi, que ocasiona que el protón y el neutrón intercambien su identidad (*a*). En el siguiente nivel, consideramos el protón, el neutrón y el mesón pi como formados por partículas más elementales llamadas quarks. En este esquema, el mesón pi transfiere efectivamente un quark arriba ("up", *u*) del protón al neutrón y transfiere un quark abajo ("down", *d*) del neutrón al protón (*b*). En el tercer nivel de explicación, la interacción fuerte de enlace entre el protón y el neutrón se supone resultado global de la acción de la fuerza de color, que une los quarks entre sí y está mediada por el intercambio de gluones, las líneas onduladas que en estos diagramas coloreados se designan por *g* (*c*). Por estar dotados de color, la transferencia de gluones puede cambiar los colores de los quarks. Aunque se intercambia el color continuamente entre los quarks que forman una partícula libre, ésta carece de color resultante. La combinación de rojo, azul y verde y la combinación de azul y antiazul representan, ambas, estados incoloros, de la misma manera que la combinación de luz ordinaria de tales colores produce luz blanca.

conjunto de fermiones se distribuye según la estadística de Fermi-Dirac.

Intervienen ambas clases de estadística cuando cierto número de partículas se consideran como un sistema único; así, los quarks en un hadrón. En dicho sistema, cabe que todos los bosones tengan los mismos valores de la energía y del espín. Por otro lado, un grupo de fermiones debe obedecer el principio fundamental de la mecánica cuántica: el de exclusión, enunciado por primera vez por Wolfgang Pauli. El principio de exclusión prohíbe que, en cualquier par de fermiones, se encuentren éstos en el mismo estado mecánico-cuántico, es decir, que posean los mismos valores de energía, espín y demás números cuánticos que definan al fermión. El principio de exclusión presenta problemas para el modelo de quarks: hay hadrones que sólo pueden explicarse como estados ligados de tres quarks idénticos. Por ejemplo, el hadrón llamado omega menos está formado por tres quarks *s*, y los tres deben tener la misma energía y espín. Puede haber dos quarks idénticos si se asegura que sus espines apuntan en direcciones opuestas; ahora bien, en el omega menos, dos de los quarks deben ocupar el mismo estado de energía y espín.

Para salir de ese punto muerto, Moo-Young Han, de la Duke University, Yoichiro Nambu, de la Universidad de Chicago, y Oscar W. Greenberg, de la de Maryland en College Park, introdujeron la idea de que los quarks se podían distinguir no sólo por el sabor, el espín y la carga eléctrica, sino también por un nuevo atributo llamado color. Si se piensa que los tres quarks *s* de la partícula omega menos son, pongamos por caso, rojo, azul y verde, no ocupan exactamente el mismo estado mecánico-cuántico y no violan, por tanto, el principio de exclusión. (El término color y sus valores rojo, azul y verde son etiquetas arbitrarias para distinciones que son matemáticas y nada tienen que ver con colores reales.)

De entrada, postular la existencia del color parece conducir a más dificultades de las que resuelve. Decíamos que la carga fraccionaria no se había detectado aún en la naturaleza; tampoco el color. Todas las partículas independientes son incoloras; ello implica que los colores de los quarks constituyentes deban cancelarse de alguna manera uno con otro. Para que los colores se cancelen en un hadrón formado por tres quarks (así el protón) tiene que haber un quark en cada color: rojo, azul y verde. Para los hadrones formados por un quark y un antiquark (el mesón pi, por ejemplo) la exigencia de que la partícula sea incolora se satisface cuando los constituyentes toman un color y su anticolor: rojo y antirrojo.

El aparente corto alcance de la fuerza de color y el doble fracaso en la detección de la carga fraccionaria y el color no han sepultado la hipótesis de los quarks; se ha mostrado suficientemente vigorosa en la explicación de los estados de los hadrones para no abandonarla ante esas dificultades. Más aún: esas tres observaciones, tomadas en conjunto, sugieren que los quarks existen, aunque están permanentemente confinados dentro de los hadrones. Uno de los mayores retos que se le ofrecen a cualquier teoría de las interacciones de los quarks es, por tanto, el de explicar el confinamiento de los quarks.

Aunque la idea del color se propuso en un comienzo para acomodar el mo-

delo de quarks al principio de exclusión de Pauli, la verdad es que, desde entonces, el color ha adquirido un papel central en el modelo, hasta el punto de convertirse en la base de la teoría que describe las interacciones entre quarks. La carga de color da lugar a las fuerzas que actúan entre ellos, de la misma manera que la carga eléctrica de los electrones y los protones genera la fuerza electromagnética en un átomo. La teoría de la fuerza de color se construyó por analogía directa con la teoría de la fuerza electromagnética.

La teoría fundamental de las interacciones electromagnéticas de las partículas es la electrodinámica cuántica (más conocida por las iniciales inglesas QED, de "quantum electrodynamics"). Se desarrolló a lo largo de un período de 20 años, que se inició a finales del decenio de 1920. La idea de que la fuerza entre dos partículas cargadas eléctricamente podía explicarse por el intercambio de fotones la introdujo la QED. Sólo partículas con carga eléctrica toman parte en ese intercambio; por otro lado, y debido a que el fotón es eléctricamente neutro, el intercambio no altera la carga de una partícula que emite o absorbe un fotón.

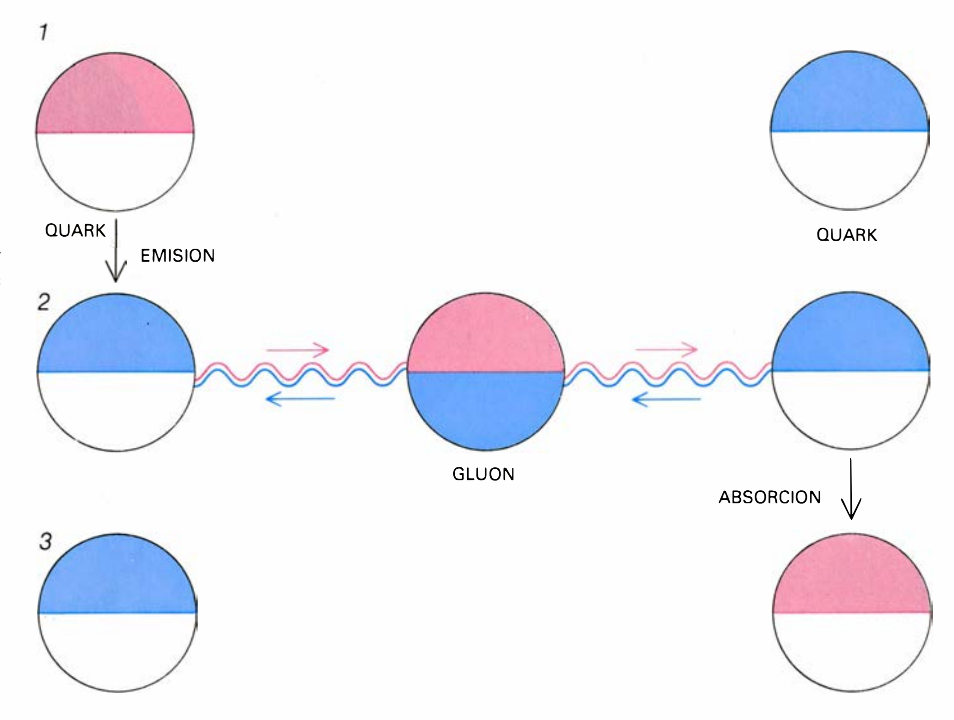
Se denomina cromodinámica cuántica a la teoría de la fuerza de color. (Más conocida por QCD, iniciales de su denominación inglesa "quantum chromodynamics".) El marco matemático de la teoría se desarrolló en 1954 por C. N. Yang, de la Universidad de Nueva York en Stony Brook, y Robert L. Mills, de la Universidad estatal de Ohio. Fue aplicada por primera vez a la física de las interacciones fuertes por Jun J. Sakurai, de la Universidad de Chicago, recientemente fallecido. QCD establece que una partícula coloreada interacciona con otra mediante el intercambio de gluones. Por haber tres clases de color, la QCD reviste una complejidad mayor que la QED. Además, debido a que los propios gluones tienen una carga de color, el color de la partícula que emite o absorbe un gluon puede cambiar. Con tres posibles colores iniciales y tres posibles colores finales, todas las transformaciones de color posibles requerirían, diríase, nueve clases de gluones. Ahora bien, las tres transformaciones que no cambian el color de la partícula emisora ni de la absorbente pueden interpretarse con tan sólo dos gluones. Tendremos, pues, ocho clases de gluones en total.

Cada gluon se designa por el efecto que produce sobre el quark que lo emite. Por ejemplo, cuando un quark rojo emite un gluon rojo-antiazul, el quark rojo se convierte en azul. Un quark azul que absorbe el gluon rojo-antiazul se convierte en un quark rojo. Los colores del gluon ofrecen la peculiaridad siguiente: cuando se restan de los del quark rojo, el quark rojo se vuelve azul, y cuando se suman a los del quark azul, el quark azul se vuelve rojo.

Si se confina la fuerza de color en una pequeña región del espacio, el gluon puede resultar un elemento directamente inobservable de la QCD. A pesar de todo, los argumentos apuntan a suponer que los colores de los gluones les permiten formar glubolas, estados ligados incoloros similares a los hadrones, que son los estados ligados e incoloros de los quarks. El método más directo de observar las propiedades de los gluones quizá sea, pues, el estudio de las glubolas. La existencia del gluon y de la glubola fue predicha por Harald Fritzsch, del Instituto de Tecnología de California, y por Gell-Mann.

No tienen los gluones una propiedad comparable con el sabor de los quarks; por cuya razón forman menos estados ligados distintos que éstos. Y debido a que la glubola ha de ser incolora, cualquier estado ligado de los gluones que exhiba color quedará prohibido. Con ocho clases de gluones podrían formarse 64 clases de glubolas combinando los gluones a pares, pero la mayoría de combinaciones tendrían un color resultante. Los únicos pares de gluones que pueden formar glubolas incoloras son los ocho pares en los que los colores se cancelan. Por ejemplo, un gluon rojo-antiazul debe aparearse con otro azul-antirrojo.

Resulta que estos ocho pares intercambian con entera libertad sus colores y forman un estado llamado mezcla en el que cualquiera de ellos puede estar con la misma probabilidad. Y si pensamos que el intercambio de color equivale a la emisión de un tercer gluon, se generarán glubolas constituidas por tres o más gluones, siempre que se garantice la ausencia de color. Las glubolas formadas por un número distinto de gluones no pueden diferenciarse por vía experimental.



3. INTERCAMBIO DE GLUONES ENTRE DOS QUARKS. Dicho intercambio origina una transferencia de color de un quark al otro. Los colores se designan, arbitrariamente, por rojo y antirrojo, azul y antiazul y verde y antiverde. El color de un quark o un gluon viene representado aquí por el color de la parte superior de cada círculo; el anticolor de la partícula, por el color de la mitad inferior del círculo. Podemos imaginarnos los anticolores cual si fueran colores negativos: un gluon rojo-antiazul tendría, así, un valor de color rojo + 1 y un valor de color azul − 1. La ausencia de un color o un anticolor en la figura indica que el valor numérico del color es cero. Un gluon emitido por un quark se lleva una cantidad discreta de cada color. Los colores que quedan en el quark después de la emisión del gluon se obtienen restando, del correspondiente valor de color del quark original, el valor numérico de cada color extraído por el gluon. El color rojo de un quark rojo se reduce de 1 a 0 por la emisión de un gluon que lleve un color rojo de 1 (es decir, 1 menos 1 es igual a cero); el color azul, que tenía valor 0 en el quark rojo, se convierte en 1 cuando un gluon se lleva un color azul de −1 (es decir, 0 menos −1 es igual a 1). Análogamente, cuando un quark absorbe un gluon, se suman los valores de color del gluon a los correspondientes valores de color del quark. El color azul del quark azul se reduce a cero cuando absorbe un gluon que lleva color azul de − 1 (esto es, 1 más − 1 es igual a 0); el color rojo, que tenía valor 0 en el quark azul, se convierte en 1 al absorber un gluon que lleva color rojo 1 (es decir, cero más 1 es igual a 1).

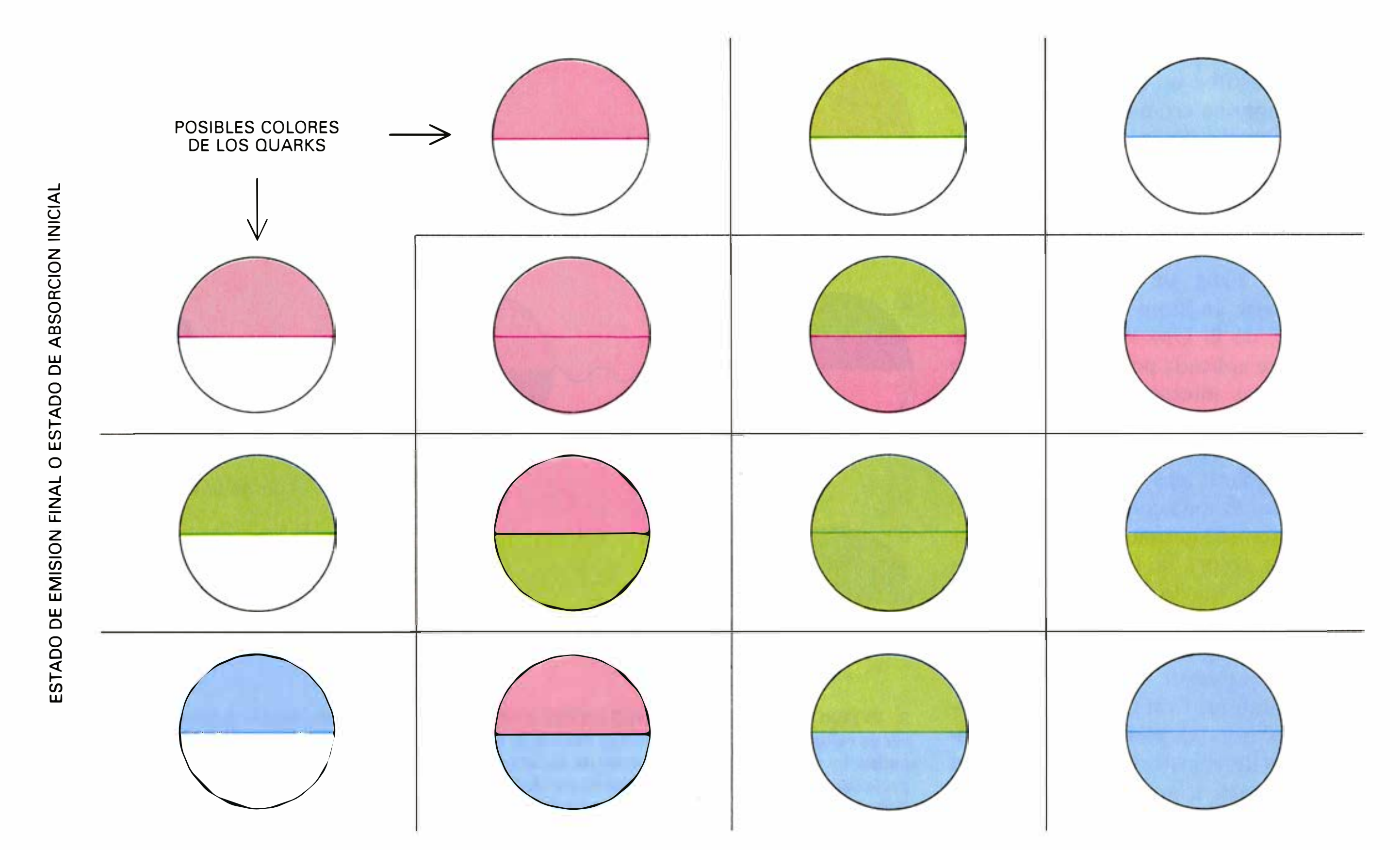
Aun cuando sólo haya una clase fundamental de glubolas existirá en varios estados con diferentes números cuánticos. En todos los estados, los gluones constituyentes son los mismos, pero tienen modos de movimiento distintos. Los números cuánticos más importantes para clasificar los diferentes estados son: el momento angular, la paridad y la conjugación de carga.

El momento angular total de una glubola podría tener, en principio, gran variedad de valores. En la cuantía del momento angular total participa el espín intrínseco de una unidad que tiene cada gluon. Si los espines apuntan en direcciones opuestas se cancelan y la glubola posee un espín total igual a cero. Si los espines apuntan en la misma dirección se suman y el espín total es igual a 2. Existen otras maneras de combinarse los espines; además, la glubola puede tener momento angular orbital asociado con el giro de los gluones en torno a su centro de masas; estos refinamientos originan estados mixtos de espín en los que cada posible valor del momento angular total posee alguna probabilidad de ser hallado. Sin embargo, los estados con mayor probabilidad de ser detectados son los de espín 0 y de espín 2. Cuando se alude a la partícula de espín 0 se habla de partícula escalar o pseudoscalar; la de espín 2 se conoce como partícula tensorial.

Los números cuánticos de la paridad y la conjugación de carga pueden ser positivos o negativos. La paridad de una glubola será positiva si, en todas sus interacciones, la partícula no se distingue de su reflejada especularmente; en caso contrario, la paridad será negativa. Análogamente, el número de conjugación de carga de una glubola será positivo si la descripción mecánico-cuántica de la partícula no cambia cuando cada partícula se sustituye por la correspondiente antipartícula. Entre las glubolas de espín 0, la escalar presenta paridad positiva y, la pseudoscalar, paridad negativa. La glubola tensorial puede tener paridad positiva o negativa. Los tres estados presentan conjugación de carga positiva o negativa.

No es correcta del todo la descripción de un hadrón o de una glubola como si fueran compuestos de dos partículas coloreadas que en algún momento intercambian una tercera partícula de color. En la QCD, el propio vacío en el que las partículas existen influye, de una forma activa, en sus propiedades. Envolviendo cada quark y cada gluon hay una nube de partículas que se materializan brevemente a partir del vacío. Se llaman partículas virtuales, porque no pueden detectarse directamente; deben su efímera existencia al principio de incertidumbre de Werner Heisenberg.

De acuerdo con dicho principio, la ley de conservación de la energía puede violarse verosímilmente si la violación es lo bastante breve para pasar "desapercibida". La energía necesaria para crear partículas virtuales puede "tomarse prestada" del vacío que circunda



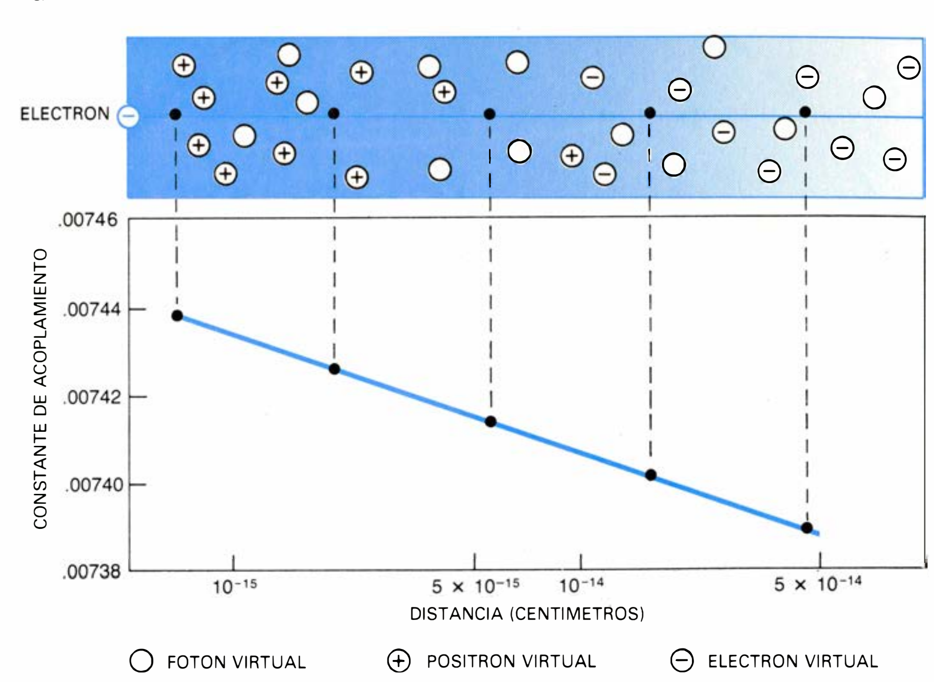
4. CLASIFICACION DE LOS GLUONES en razón del efecto que ejercen sobre los colores de los quarks que los emiten o los absorben. Los efectos de la emisión de un gluon coloreado son los inversos de los efectos de la absorción; la tabla podrá leerse, pues, con doble entrada. Si los círculos coloreados en rojo, verde y azul de la fila superior representan los posibles estados de color de un quark antes de emitir un gluon, los círculos en la columna de la izquierda representarán los estados de color del mismo quark después de la emisión. Los colores del gluon emitido aparecen en la intersección de la columna y la fila correspondientes a los colores iniciales y finales del quark emisor. (Se mantiene la pauta seguida en la figura 3.) Si uno de los círculos de la columna de la izquierda indica el estado de color inicial de un quark absorbente, uno de los círculos de la fila superior representará el estado de color del mismo quark después de la absorción del gluon. El gluon que toma parte en la interacción está en la intersección de la fila y la columna a las que pertenecen los estados antes y después de la absorción. Los tres gluones situados en la diagonal principal de la matriz pueden expresarse matemáticamente como combinaciones de dos matrices independientes que pueden ser asociadas cada una con un gluon. Ese es el motivo de que se crea que haya ocho gluones distintos.

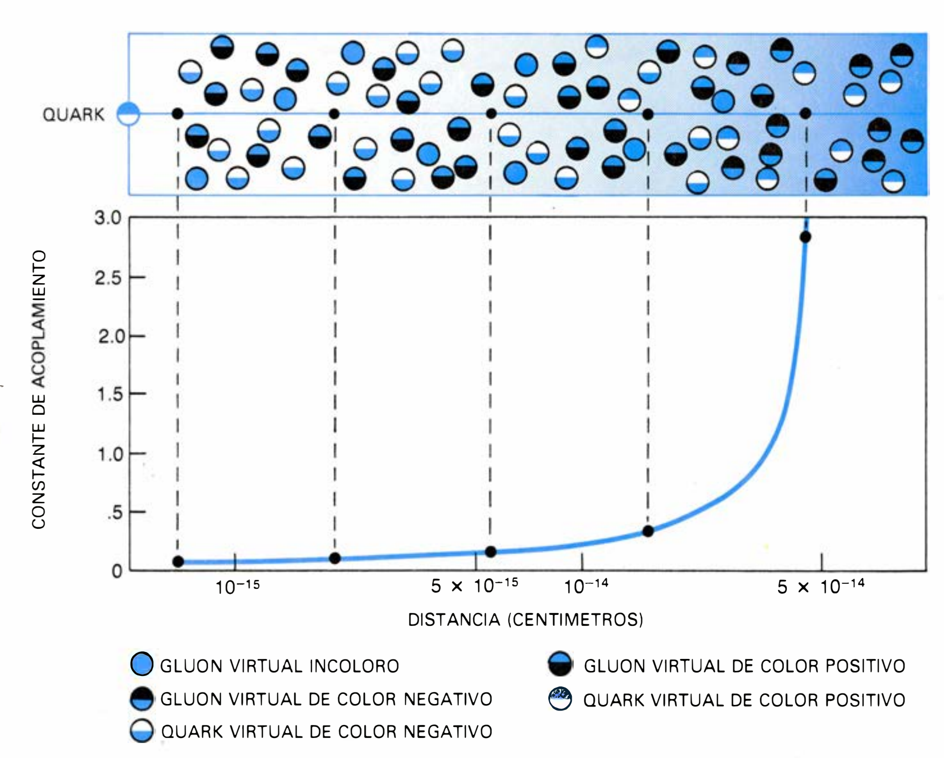
el quark o el gluon, merced a la existencia de cierta incertidumbre sobre el nivel de energía medio del vacío promediado a lo largo de cualquier intervalo de tiempo. Cuanto más corto sea el intervalo, más incierta la energía y más energía habrá disponible para la materialización de partículas virtuales. La creación espontánea y la aniquilación subsiguiente de partículas virtuales en el vacío se conoce por fluctuación del campo cuántico. Las partículas virtuales de interés para la fuerza de color son los gluones y los pares quark-antiquark. La única restricción impuesta a su creación postula que la suma de los tres colores permanezca constante durante la interacción.

De las fluctuaciones cuánticas síguese una reducción sustancial de la magnitud de la fuerza de color en alcances cortos. Las partículas coloreadas virtuales que rodean un quark o un gluon dan cuenta de una gran parte de la fuerza de color que es "sentida" por una partícula tomada como prueba y colocada fuera de la nube de partículas virtuales. A medida que la partícula prueba se adentra en la nube, la fuerza de color efectiva disminuye. A un alcance de unos 10^{-13} centímetros, que corresponde aproximadamente al diámetro de un hadrón o una glubola, quarks y gluones pueden moverse casi libremente en presencia unos de otros. Esta pérdida de los enlaces entre partículas coloreadas en alcances o rangos cortos se denomina libertad asintótica; Kurt Symanzik, del Deutsches Elektronen-Synchroton (DESY) en Hamburgo, fue quien primero la abordó y, más tarde, Gerard 't Hooft, de la Universidad de Utrecht. H. David Politzer, de Harvard, y David Gross y Frank Wilczek, de Princeton, demostraron que se deducía de la QCD.

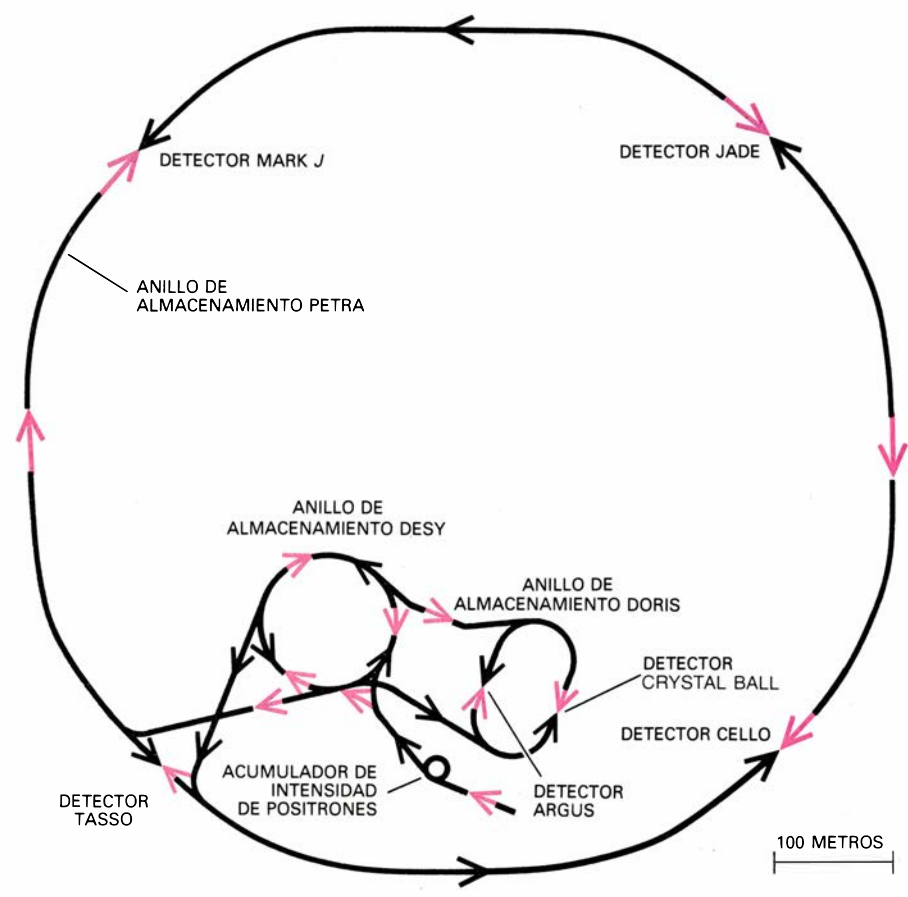
Entre los más importantes éxitos iniciales de esta teoría se cita la predicción de las consecuencias experimentales de la libertad asintótica. Cuando un electrón y un positrón colisionaban frontalmente a alta energía se observaba frecuentemente un haz, o chorro, focalizado de hadrones con trayectorias bastante coherentes entre los productos de la reacción. Se habían visto chorros dobles y triples. Mas, ¿por qué los hadrones debían salir empaquetados en los chorros en vez de distribuirse más uniformemente? Cuando se mostró que la libertad asintótica derivaba de la QCD, hallaron explicación los sucesos en chorro.

El positrón es la antipartícula del electrón; si ambas partículas chocan, se





5. UNA NUBE DE PARTICULAS VIRTUALES envuelve una partícula cargada y provoca que la intensidad intrínseca de la fuerza asociada con la carga varíe con el alejamiento a distancias extremadamente cortas. La intensidad intrínseca de la fuerza se define mediante una constante de acoplamiento. En la electrodinámica cuántica (QED), la teoría que describe la fuerza electromagnética, el electrón está rodeado por fotones virtuales y por electrones y positrones virtuales. Los fotones virtuales, por ser eléctricamente neutros, no afectan a la fuerza electromagnética. Sin embargo, los positrones virtuales, cargados positivamente, son atraídos hacia el electrón real cargado negativamente, mientras que los electrones virtuales de carga negativa son repelidos. El efecto resultante es que, a distancias mayores que los 10^{-13} centímetros, la intensidad intrínseca de la fuerza generada por el electrón real es apantallada por la nube de positrones virtuales. A distancias de menos de 10^{-13} centímetros, el efecto de apantallamiento de la carga disminuye y la constante de acoplamiento se hace mayor, quizás indefinidamente grande (*a*). En la cromodinámica cuántica (QCD), la teoría que describe la fuerza de color, los efectos de las partículas virtuales que rodean un quark son opuestos. Los colores de los pares virtuales quark-antiquark apantallan la carga de color real de manera semejante a como electrones y positrones virtuales hacen lo propio con la carga real del electrón. Pero los gluones virtuales actúan de manera diferente: tienden a agruparse alrededor de un quark real que tenga su color, y el color está repartido en el espacio. El resultado final es que la constante de acoplamiento asociada con la fuerza de color disminuye con la distancia (*b*).



6. PLANO DE LOS ANILLOS DE ALMACENAMIENTO en el Deutsches Elektronen-Synchrotron (DESY) de Hamburgo, República Federal de Alemania. Dibuja las trayectorias a lo largo de las cuales electrones y positrones pueden ser acelerados en direcciones opuestas y hacerse chocar; a raíz de esas colisiones se detectó una pista verosímil de glubolas. Un haz de electrones (*flechas de color*) puede hallar en su camino un haz de positrones (*flechas negras*) en cualquiera de las distintas estaciones detectoras. Al chocar entre sí, se aniquilan mutuamente y su energía cinética, así como la energía asociada a sus masas, queda disponible para crear nuevas partículas. Los detectores señalados en el diagrama están construidos con alta sensibilidad a distintas clases de señales que provengan de la desintegración de las partículas creadas de nuevo. Electrones y positrones pueden acelerarse hasta un amplio espectro de energías.

aniquilan entre sí. Cuando la partícula y la antipartícula se han acelerado a alta energía, toda esta energía, así como la energía equivalente a su masa, se libera en un pequeño volumen. En el caso de suficiente densidad de energía, se materializan un quark y un antiquark en el pequeño volumen. Puesto que el momento debe conservarse, el momento del centro de masas del par quark-antiquark tiene que ser el mismo que el momento del centro de masas del positrón y el electrón colisionantes, es decir, cero. Por tanto, el quark y el antiquark empiezan a alejarse en direcciones opuestas.

Mientras las dos partículas permanecen a unos 10^{-13} centímetros de separación, sus trayectorias no están sometidas a la influencia de la fuerza de color; la razón de ello estriba en la libertad asintótica. Sin embargo, cuando el quark y el antiquark comienzan a sentir la fuerza de color, la energía de la interacción determina que se materialicen nuevos quarks y antiquarks que se combinan luego con el quark y antiquark inicial para formar hadrones. Aunque muchos de los hadrones son inestables, se desintegran en hadrones de mayor vida, que sí pueden detectarse. El resultado global es un doble chorro de hadrones que retiene las características del movimiento libremente divergente del quark y el antiquark iniciales.

En algunos casos, uno de los quarks formados a raíz de la colisión emitirá un gluon; éste se moverá según una trayectoria libre durante el tiempo que permanezca dentro del alcance de la libertad asintótica. Ahora bien, en cuanto el gluon salga de esa región, empezará a sentir, a su vez, la influencia de la fuerza de color. La energía del gluon se convertirá, por tanto, en pares de quarks y antiquarks y finalmente en un tercer chorro de hadrones. En varios detectores del DESY se han observado sucesos de tres chorros.

A pesar de los éxitos de la QCD en la explicación de la despreciable intensidad de la fuerza de color a cortas distancias, la predicción teórica de los efectos de la fuerza a distancias mayores ha presentado dificultades formidables. Hay que reconocer que no se ha conseguido demostrar todavía que el confinamiento permanente de los quarks y los colores sea una consecuencia de la QCD. Se han sugerido algunos modelos fenomenológicos que simplifican los cálculos y predicen incluso el confinamiento de los quarks. Los modelos ideados calculan la energía de los quarks y gluones ligados en los varios estados de excitación permitidos por la mecánica cuántica. En principio, tales cálculos son análogos a la determinación de los estados energéticos de los orbitales electrónicos de un átomo y proporcionan predicciones de las masas de las partículas que corresponden a los estados energéticos de los quarks y gluones ligados.

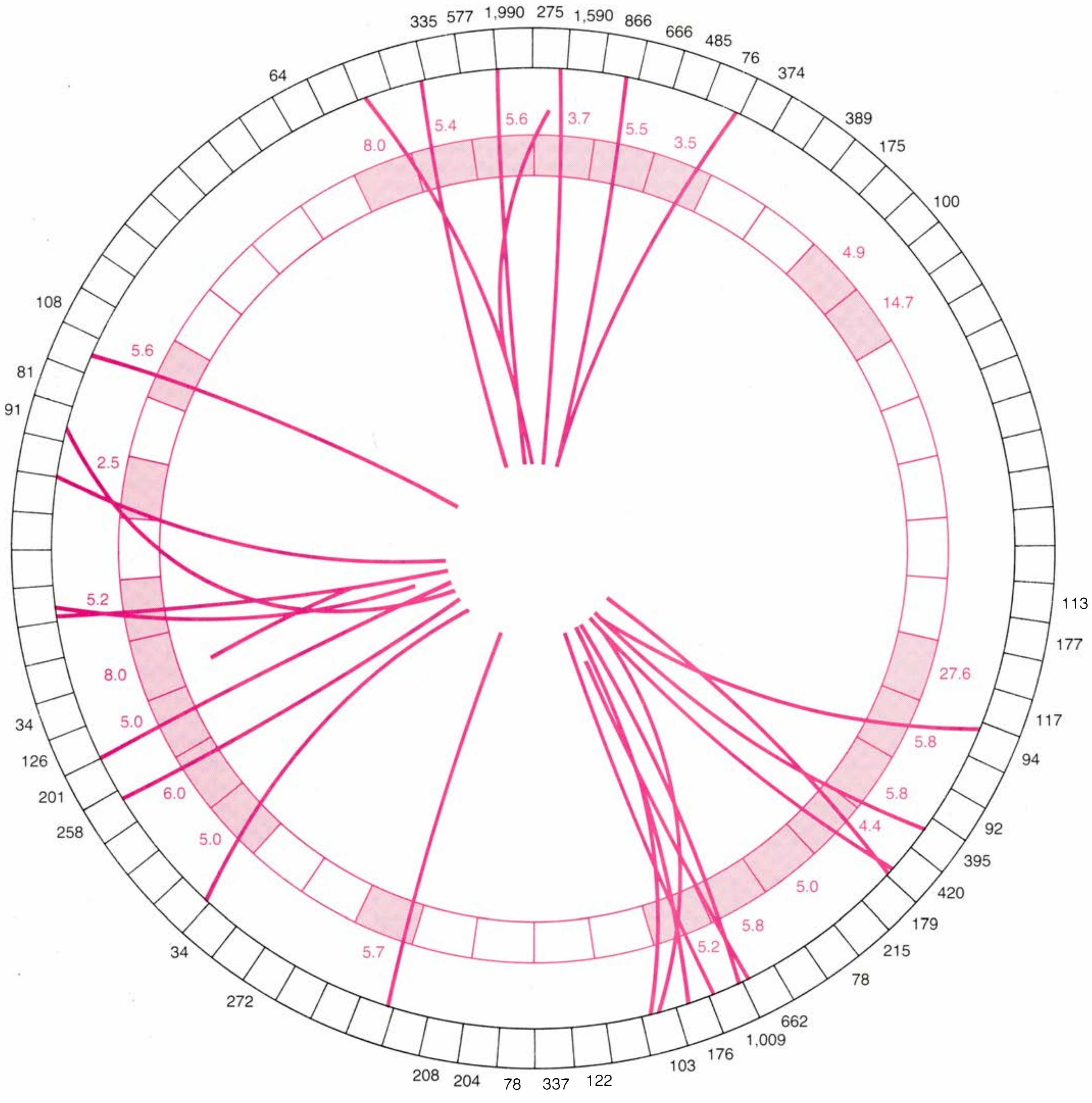
En un modelo de ésos, el llamado de la cuerda, los quarks que forman un hadrón se unen entre sí por una cuerda que tiene una determinada energía (o masa) por unidad de longitud. Cuando los quarks están juntos, la cuerda está suelta, y así los quarks se mueven libremente. Pero si aumenta la distancia entre los quarks, la cuerda debe alargarse y aumentar, proporcionalmente, la energía del sistema. En el modelo de la cuerda, un quark libre único corresponde a un quark al final de una cuerda infinitamente larga, de manera que el quark ha de adquirir una energía infinita para existir como partícula libre.

El modelo de la cuerda puede aplicarse también a la glubola, sustituyendo simplemente los quarks por gluones en los extremos de la cuerda. En el caso de la glubola, toda la masa de la partícula está contenida en la masa de la cuerda, ya que los gluones carecen de masa. El modelo predice que la glubola de menor energía tendrá una masa entre 1 y 2 GeV. (Un GeV son mil millones de electronvolt, la energía adquirida por un electrón que es acelerado por una diferencia de potencial de mil millones de volt.)

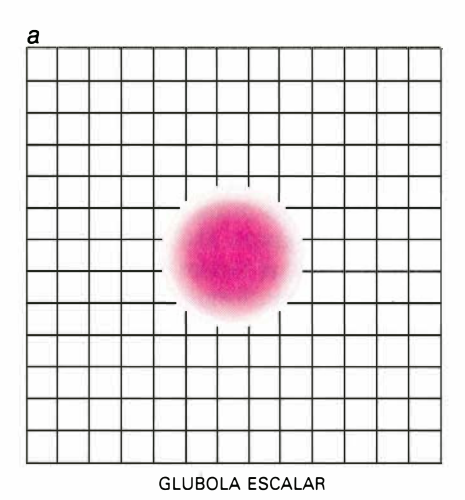
Kenneth G. Wilson, de la Universidad de Cornell, ha desarrollado un método para calcular las masas de los hadrones y las glubolas que no depende de modelos fenomenológicos, sino que se basa en aproximaciones numéricas sucesivas. El método se conoce como teoría de aforo ("gauge" o de contraste) en una red; resulta muy idóneo para simular los efectos de la fuerza de color mediante un ordenador digital. Se impone una red de puntos en el espacio y el tiempo, ocupados por las partículas; los valores de las variables necesarias para describir el movimiento de las partículas se calculan tan sólo en los vértices de la red. Las aproximaciones numéricas del espacio y tiempo continuos

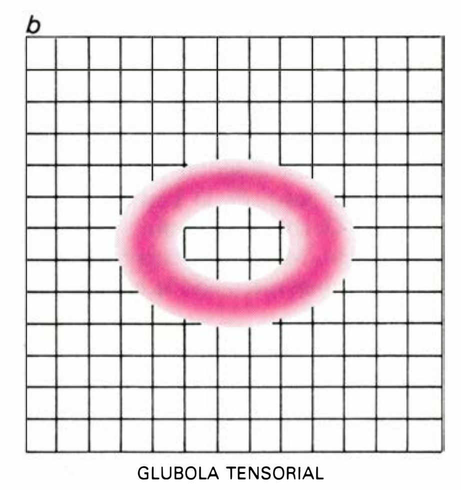
pueden mejorarse estrechando, cada vez más, el espaciado de la red. Michael J. Creutz, del laboratorio Brookhaven, acaba de demostrar que el confinamiento de los quarks y la libertad asintótica vienen predichos por la teoría de aforo ("gauge") en una red.

En el último año, mis colegas y yo mismo hemos calculado la masa de varios posibles estados de glubolas. Hemos sugerido también varios contextos experimentales donde pueden observarse. Las masas se pueden calcular de dos maneras independientes, según de qué hipótesis matemáticas subyacentes partamos para describir las interacciones. Asao Sato, de la Universidad de Tokyo, Gerrit Schierholz, de la de Hamburgo, Michael J. Teper, de DESY, y el autor han calculado la masa de tres estados de las glubolas suponiendo que el grupo matemático que representa los gluones es el llamado $SU(2)$ o el llamado $SU(3)$. Los grupos matemáticos entran en la teoría de las partículas elementales como una manera de describir las posibles transformaciones entre las partículas. El grupo $SU(2)$ se aplica a las partículas que tienen dos clases de carga, cuyas transformaciones pueden



7. SUCESO DE TRES CHORROS que demuestra la existencia del gluon y confirma el debilitamiento de la fuerza de color a cortas distancias. Tanto el gluon como el efecto debilitante, que se conoce como libertad asintótica, son predichos por la QCD. Cuando un electrón y un positrón chocan frontalmente, se aniquilan entre sí. La energía cinética, así como la energía asociada con la masa de la partícula, se convierte, por la colisión, en un fotón de alta energía; a partir de la energía del fotón, se materializan un quark y un antiquark. Debido a que el electrón y el positrón se mueven en direcciones opuestas justo antes de la colisión, su momento total es cero. A fin de conservar el momento después de la colisión, el quark y el antiquark empiezan a separarse uno de otro en direcciones opuestas. Un gluon emitido por uno de los quarks se separa en una tercera dirección. La trayectoria de cada partícula es una línea recta durante las etapas iniciales del vuelo a causa de la libertad asintótica; la fuerza de color no influye de manera apreciable en el movimiento de las partículas en alcances de menos de unos 10^{-13} centímetros. Cuando las partículas se desintegran, dan lugar a un chorro de partículas hijas. La divergencia inicial de las tres partículas se refleja, por tanto, en la divergencia observada de los tres chorros. Cada número en signos de color indica el tiempo de vuelo en nanosegundos de la partícula detectada a la que el número corresponde. El tiempo se mide a partir del instante de la colisión electrón-positrón hasta el instante de la detección. Las cifras en negro dan la energía en megaelectronvolt (MeV) de la partícula. El suceso lo detectó JADE, del DESY.





8. ESTRUCTURA DINAMICA DE UNA GLUBOLA representada de manera análoga a la estructura de los electrones en un átomo, es decir, dibujando la función de onda de los gluones que forman la glubola. En el diagrama se representan las funciones de onda de dos estados de glubola provisionalmente identificados entre los subproductos de las aniquilaciones electrón-positrón: la glubola escalar, o de espín 0 (*a*) y la glubola tensorial o de espín 2 (*b*). La densidad del sombreado en cada punto corresponde al módulo al cuadrado de la función de onda en ese mismo punto. Por cuadro de la amplitud de la función de onda se entiende la probabilidad de que un gluon se encuentre en una pequeña región del espacio.

clasificarse por una matriz dos por dos. Las partículas coloreadas tienen, por supuesto, tres clases de carga de color; por tanto, la QCD se basa en el grupo $SU(3)$. Sin embargo, los resultados que obtuvimos suponiendo que la teoría estaba basada en el grupo $SU(2)$ fueron casi los mismos que los obtenidos con el $SU(3)$. Los cálculos de $SU(2)$ suelen emplearse para estudios piloto y consumen un tiempo bastante menor.

Encontramos que la masa de la glubola escalar (la de espín cero y paridad positiva) es cercana a 1 GeV, mientras que la masa de la pseudoscalar (espín 0, paridad negativa) se acerca a 1,5 GeV; la masa de la glubola tensorial (espín 2) que tiene paridad positiva y conjugación de carga positiva está entre 1,5 y 2 GeV. Los valores se revelan coherentes con los determinados a través de modelos fenomenológicos, el mismo de la cuerda por ejemplo. También están en buen acuerdo con las masas calculadas por otros dos grupos de investigadores: Giorgio Parisi y sus colaboradores, de la Universidad de Roma, y Bernd Berg, de la Organización Europea para Investigaciones Nucleares (CERN), Alain Billoire, del Centro de Investigación Nuclear de Saclay, y Claudio Rebbi, del laboratorio de Brookhaven.

Schierholz, Teper y el autor han investigado también la estructura espacial de las glubolas escalares y tensoriales. Hemos encontrado que los gluones de la glubola escalar tienden a distribuirse en una esfera alrededor del centro de la glubola. En la glubola tensorial tienden a agruparse en una región toroidal y sólo raramente ocupan el centro.

Para identificar las glubolas que se generen, se precisa conocer de antemano sus propiedades, su modo de producción y sus canales de desintegración probables en partículas más estables. El problema no reside sólo en identificar unas cuantas trazas de glubolas en un intenso ruido de fondo; está también en determinar exactamente cómo distinguir las trazas de las glubolas de las trazas de los hadrones que no gozan todavía de un puesto en la clasificación del modelo de quarks.

No se pueden crear glubolas aisladas. En el método de generación de partículas que resulta más adecuado para la observación de glubolas, un haz de electrones y un haz de positrones se aceleran en direcciones opuestas y se les hace chocar a una energía controlada. La vida media de una glubola producida en la colisión es extremadamente corta: del orden de 10^{-25} segundos. No cabe pensar, pues, en la observación directa de las glubolas. Sólo podemos inferir su breve vida a partir de las propiedades de las partículas hijas en las que se desintegra. La traza o señal que deja una glubola se aprecia como una resonancia: un pico en el número de hadrones detectados cuando la energía de las partículas colisionantes logra igualar la masa de la glubola.

Habida cuenta que una glubola no tiene números cuánticos internos correspondientes al sabor de los quarks, cada candidato a glubola será una partícula carente de sabor. Sin embargo, la ausencia de sabor no es condición suficiente para identificar las glubolas. Hay hadrones, el mesón eta prima (η') entre ellos, que tampoco lo poseen. Además, las glubolas pueden tener cualquier posible valor entero del espín y de los números cuánticos paridad y conjugación de carga; costará, pues, identificar de

ESPIN	PARIDAD	CONJUGACION DE CARGA	ESTADO DE DOS GLUONES	ESTADO DE MUCHOS GLUONES	QUARK Y ANTIQUARK
0	+	+	.72 GeV		
0	+	−			
0	−	+	$1.37\ ^{+.35}_{-.26}$ GeV		
0	−	−		$1.4\ ^{+.6}_{-.4}$ GeV	
1	+	+			
1	+	−		3.22 ± .16 GeV	
1	−	+		$2.36\ ^{+.217}_{-.21}$ GeV	
1	−	−			
2	+	+	1.6 ± .085 GeV		
2	+	−			
2	−	+			
2	−	−		$3.6\ ^{+.03}_{-.02}$ GeV	

9. POSIBLES NUMEROS CUANTICOS de los estados de glubolas y de los estados de los mesones ordinarios (en los que un quark y un antiquark están ligados entre sí). Estos pueden calcularse teóricamente y compararse con los valores determinados por los experimentos. Los cuadrados coloreados de la tabla indican los estados, o partículas, para los que ciertas combinaciones de los tres números cuánticos de espín, paridad y conjugación de carga son teóricamente posibles. Caben muchas combinaciones en las glubolas y mesones ordinarios; de lo que se infiere que la determinación de que una partícula tenga tales números cuánticos no despeja la duda sobre la identidad real de la partícula. Para las combinaciones de números cuánticos posibles sólo en los estados de glubolas, la determinación experimental de los números cuánticos constituiría una prueba inequívoca de la existencia de una glubola. Los valores energéticos teóricos de los estados de glubola que se enumeran fueron calculados por el autor y sus colaboradores.

manera inequívoca cualquier glubola cuyo conjunto de números cuánticos sea compartido por un hadrón.

Vemos, por otro lado, que hay unos pocos estados de glubolas predichos cuyos números cuánticos no son iguales a los de ningún hadrón. Sato, Schierholz, Teper y el autor han calculado recientemente las masas de dos estados de esos. Hallamos masas cercanas a 1,5 o 2 GeV, suficientemente bajas para ser producidas en la desintegración del mesón *J*/psi, hadrón formado por el quark encantado y el antiquark encantado, que se genera fácilmente en un anillo de almacenamiento electrón-positrón. [Recuérdese que el encanto, como el arriba (*up*), el abajo (*down*) y la extrañeza, es un sabor de los quarks.] Si alguna vez se detectaran partículas que tengan tales masas y números cuánticos, podrían ser identificadas como glubolas sin ambigüedad.

Ante la semejanza que se da entre muchos estados de glubolas y hadrones ordinarios, bueno será centrar la atención de nuestros ensayos en los procesos que se supone que originan una cifra importante de aquéllas. De ese tipo de procesos es el de la creación de un quark y su correspondiente antiquark, que se anulan luego entre sí. Los productos de la aniquilación pueden tomar muchas formas, incluida la de dos gluones con cargas de color opuestas. En muchas reacciones se constituyen pares quark-antiquark, aunque son relativamente pocos los pares que se aniquilan entre sí. La regla empírica que suprime la aniquilación es la llamada regla OZI, en honor de Susumu Okubo, de la Universidad de Rochester, Zweig y Jugoro Iizuka, este último de la Universidad de Nagoya. Cuando se viola la regla OZI, los gluones se emiten copiosamente y es probable que se formen glubolas. La violación de la regla OZI puede originar también una reacción de inversión temporal: la desintegración de una glubola conduciría a la formación de nuevos pares quark-antiquark.

La desintegración del mesón *J*/psi es una reacción que viola la regla OZI. Otra reacción, la formación del mesón phi (φ), un mesón formado por un quark extraño y un antiquark extraño. Se emiten mesones phi (φ) cuando los mesones pi bombardean un blanco fijo de protones. En ambas reacciones se han visto señales que apuntan hacia la presencia de glubolas.

Creada una glubola, son varias las formas en que puede desintegrarse y producir partículas detectables. Así, la glubola pseudoescalar, que tiene espín cero y paridad negativa, puede desintegrarse en un mesón eta y dos mesones pi o en un mesón *K*, un mesón $\bar{K}$ y un mesón pi. Sin embargo, el primer modo puede observarse, y en grandes cantidades, a partir de la desintegración de otras partículas; la señal de la glubola queda, pues, casi completamente enmascarada. Se sabe, empero, que la última señal en la que están presentes los mesones *K* y $\bar{K}$, es favorecida por la glubola pseudoescalar; cabe la posibilidad de que algunos cuantos sucesos de esos lleguen a ser identificados.

En la desintegración en dos fotones tenemos un canal de desintegración donde la glubola se distinguiría de los hadrones que portaran idénticos números cuánticos. En efecto: los quarks están cargados eléctricamente, mientras que los gluones son eléctricamente neutros; resulta, pues, que las partículas formadas por quarks muestran una tendencia a desintegrarse en fotones mayor que las glubolas. Motivo por el cual he estimado que ha de haber menos casos en los que una glubola emite dos fotones que en los que lo hace un hadrón.

De entre todas las reacciones que pudieran producir glubolas, las que ofrecen mayores garantías de dar un candidato inequívoco son las desintegraciones del mesón *J*/psi, que incluyen fotones entre los productos detectados. En el Stanford Linear Accelerator Center (SLAC) se realizó un repaso de los sucesos de esta clase y se obtuvieron dos candidatos. Era el primero una partícula observada hacía dos años por los experimentadores que trabajaban con el detector Mark II; de masa 1,44 GeV, no se determinó en el momento de su detección ni su espín ni su paridad. Como la resonancia se descubrió en una reacción que encajaba muy bien en la reacción que uno esperaría resultante de una glubola, varios de mis colegas y yo mismo sugerimos que se trataba de la pseudoescalar.

Otros investigadores no se mostraron partidarios de aceptar nuestra interpretación. La misma reacción puede señalar también la desintegración de un hadrón, el llamado mesón *E*, de masa 1,42 GeV. La resolución del pico de la sonancia, argüían, no era suficientemente fina hasta el punto de que permitiera distinguir entre dos partículas cuyas masas se asemejaban tanto.

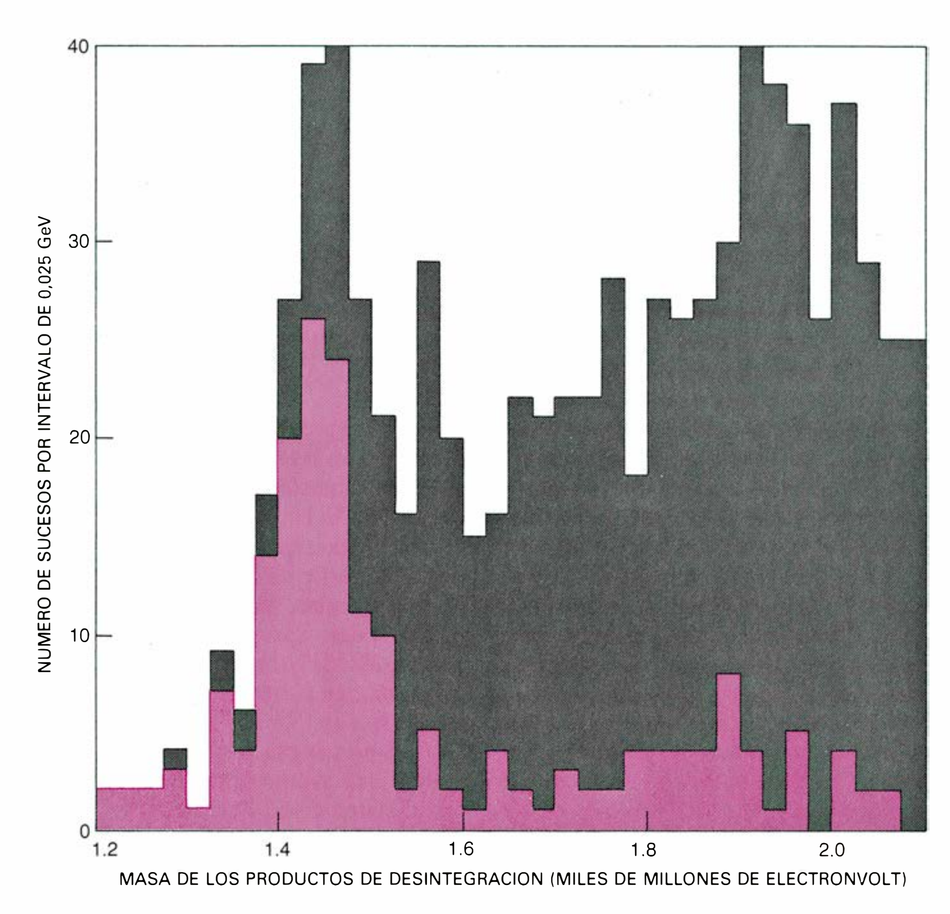
Para corroborar la identidad de la partícula, Michael S. Chanowitz, de la Universidad de California en Berkeley, y el autor pidieron que se midieran el espín y la paridad de la nueva resonancia. Observé que también podía medirse con qué ritmo producía pares de fotones la desintegración. Al cabo de un año, un detector que entonces estaba en el SLAC, conocido por Crystal Ball ("la bola de cristal"), midió la producción de fotones en la reacción con gran precisión. Se encontró que la partícula que tenía una masa de 1,44 GeV poseía espín cero y paridad negativa; en otras palabras, se trataba de una partícula pseudoescalar. Por otro lado, el mesón *E* es una partícula de espín 1 y paridad positiva. Cabe pensar, pues, que la partícula de espín cero haya sido la primera glubola confirmada.

El segundo candidato que espera se le reconozca su carácter de glubola se observó también en el SLAC por experimentadores que trabajaban con el mismo detector: Crystal Ball. Tiene masa de 1,67 GeV y espín 2; podría ser, por tanto, una glubola tensorial. La partícula se desintegra dando dos mesones eta, que después se desintegran produciendo cuatro fotones. Su masa se atiene al valor predicho para la glubola tensorial por la teoría del aforo (gauge) en una red, pero el número de cuartetos de fotones que se detectan es mucho menor que el que exige la teoría.

Se espera que una glubola tensorial emitida durante la desintegración del mesón *J*/psi tenga otro posible modo de desintegración: en algunos casos debe dar dos mesones rho neutros. El número de mesones rho recientemente registrados en el detector Mark II está de acuerdo con el ritmo de producción teórico de ese tipo de mesones en la desintegración de una glubola tensorial.

ESPIN	PARIDAD	CONJUGACION DE CARGA	$\pi\ \pi$	$K\ \bar{K}$	$\eta\ \eta$	$\pi\ \pi\ \pi$	$K\ \bar{K}^{*}\pi$	$\eta\ \pi\ \pi$	$\rho^0\rho^0$
0	+	+							
0	−	+							
2	+	+							

10. POSIBLES CANALES para la desintegración de una glubola en cualquiera de los tres estados energéticos en partículas más estables y detectables, indicados por los cuadrados en color. Los cuadrados blancos señalan canales de desintegración que pueden descartarse por razones teóricas. La relativa abundancia de las partículas detectadas después de las colisiones de electrones y positrones en un anillo de almacenamiento, junto con las predicciones teóricas de la probabilidad de que la desintegración siga un canal, permite reconocer ciertos productos de la desintegración como signos de candidatos a glubola.



11. UNA PRUEBA A FAVOR DE LA EXISTENCIA DE CIERTAS GLUBOLAS la constituye una resonancia aguda, o pico, encontrada cuando el número de sucesos detectados de una determinada clase se representan en función de la energía liberada cuando chocan el electrón y el positrón. La resonancia indica que la energía de la colisión queda momentáneamente unida formando la masa de una partícula, justo después de la colisión, en vez de repartirse en un amplio abanico de valores energéticos. Aunque la partícula original se desintegra espontáneamente en partículas de vida media mayor y fotones energéticos, la energía de los productos de desintegración puede aún determinarse. En el experimento del que se tomaron los datos de la gráfica, se calculó la energía total de cada desintegración que creó un mesón K^+, un mesón K^-, un mesón pi neutro y un fotón. Se registró gráficamente el número de tales sucesos en cada intervalo de energía (*región gris*). Se construyó una segunda gráfica (*región coloreada*) que incluía sólo los sucesos en los que la masa de los mesones K^+ y K^- no superaba los 1125 millones de electronvolt (GeV). La restricción añadida servía de filtro de ruido; se distingue, con nitidez, una resonancia a 1,44 GeV. Como la resonancia es coherente con la masa predicha de la glubola y los estados de baja energía de sistemas de quarks ligados predichos han sido ya explicados por otras partículas, los datos sugieren, con grandes visos de certeza, que las glubolas se han materializado. Los datos fueron obtenidos con el detector Crystal Ball ("bola de cristal") mientras estuvo instalado en el Stanford Linear Accelerator Center.

Por tanto, ese dato ayuda a pensar en la existencia de la glubola tensorial; pero se requieren más pruebas antes de que la identificación esté asegurada.

La teoría de aforo (gauge) en una red predice también la existencia de una glubola escalar, que debe ser la menos pesada de todas. La mayoría de partículas de baja masa son bastante estables; la resolución de una resonancia en sus productos de desintegración no admite, pues, ambigüedades. Pero todavía no se ha visto la glubola escalar. Mi opinión es que la partícula existe; ahora bien, sus propiedades, poco corrientes, dan lugar a una resonancia ancha y baja, cuya detección resulta bastante difícil.

El descubrimiento de una glubola, como el de cualquier nueva partícula, constituye un acontecimiento importante por sí mismo. Ocurre, además, que para la teoría de las interacciones fuertes, el descubrimiento de las glubolas encierra especial significación. Si se identificara realmente confirmaría una de las diferencias más importantes entre la cromodinámica cuántica y la teoría madre, la electrodinámica cuántica, a saber, la naturaleza de la relación entre la carga asociada con una interacción y la partícula que media la interacción. La identificación provisional de la glubola pseudoscalar es un éxito de la QCD que no arranca, por vía directa, de la QED. Nuestro trabajo en el futuro próximo será seguramente consolidar el éxito y continuar la búsqueda de nuevas glubolas.



Ecofisiología de la serpiente jarretera

Para sobrevivir a las duras condiciones ambientales del oeste del Canadá la serpiente jarretera de flanco rojo ha desarrollado un ciclo fisiológico y etológico ajustado con gran precisión

David Crews y William R. Garstka

La serpiente jarretera de flanco rojo (*Thamnophis sirtalis parietalis*) es el reptil más septentrional de cuantos medran en el hemisferio occidental. Se extiende por el oeste del Canadá, donde, en invierno, la temperatura alcanza a menudo los 40 grados Celsius bajo cero y el suelo se cubre de nieve desde finales de septiembre hasta mayo. Durante esa larga estación fría se refugia en cavidades y cavernas abiertas en la piedra caliza característica del oeste canadiense. Cada hibernáculo u oquedad de éstos da abrigo a unas 10.000 serpientes. Mientras allí hiberna, la jarretera sufre una serie de profundos cambios fisiológicos. Su sangre se vuelve tan espesa como la mayonesa. Si alguna vez repta, lo hace de forma indolente.

Muy avanzada la primavera, las serpientes salen a la superficie. Aunque machos y hembras hibernan juntos en igual número, los primeros abandonan el cobijo en masa. En la oquedad no se dispone de alimento ni de agua. Pero los machos no irán muy lejos. Luego, salen las hembras. Algunas partieron con los machos. Pero su salida será de una en una, o en pequeños grupos. La demora explica que, en la boca de la guarida, los machos superen a las hembras en una proporción de hasta 5000 por una. Cada hembra se ve tenazmente perseguida y cortejada por una multitud de pretendientes.

Se forma así una masa retorcida de serpientes, llamada enjambre de apareamiento, en la que unos cien machos tratan de alinearse al mismo tiempo con una hembra. A los 30 minutos de haber salido, la hembra ya se ha apareado; los machos que han fracasado en el intento aguardan la aparición de otra. Las hembras fecundadas emigran entonces hacia tierras de alimento, donde pasan el verano. Se conocen migraciones de hasta 15 kilómetros. Los machos las seguirán a finales de la temporada de apareamiento, cuya duración puede variar desde tres días hasta tres semanas. A principios de otoño, la hembra pare, en el lugar de alimentación, hasta 30 crías. Las serpientes adultas regresan entonces a su guarida, para entrar de nuevo en hibernación. (Se desconoce dónde pasan su primer invierno los recién nacidos.)

El problema cuya resolución motivó nuestra investigación, primero en la Universidad de Harvard y ahora en la de Texas en Austin y en la Universidad de Alabama, era el siguiente: de qué modo una especie que vive en una región de clima extremo, así la serpiente jarretera de flancos rojos, sincroniza su fisiología y su conducta con las exigencias de su medio ambiente. En la especie mencionada, las crías han de ver la luz antes que los adultos tornen a sumirse en el letargo invernal; significa ello que nuestro reptil ha de aparearse, emigrar y alimentarse, parir y volver a la hibernación según un protocolo preciso que cubra los tres meses de verano. Para explicar este ciclo, gran parte de la información disponible sobre la fisiología de otros animales vertebrados que tienen temporadas de celo carece de significación. En tales animales, como anticipo de la temporada de cría aumenta de forma característica el tamaño de las gónadas y ascienden los niveles de hormonas sexuales en sangre. Las gónadas elaboran gametos (espermatozoides u óvulos) y el incremento de hormonas sexuales circulantes actúa sobre el cerebro desencadenando la conducta de apareamiento. No ocurre así en la serpiente jarretera de flanco rojo. Cuando las serpientes emergen de su agujero para su breve e intensa temporada de apareamiento, las gónadas están en su mínima expresión y el nivel de hormonas es muy bajo.

Se sabe que el aumento de la temperatura en primavera, que permite a la serpiente jarretera salir de su agujero, desencadena la conducta de apareamiento. Alexander Hawley y Michael Aleksiuk, de la Universidad de Manitoba, han demostrado que las serpientes se aparean en el laboratorio si los animales aletargados se exponen a una temperatura de por lo menos 25 grados C., que simula el calor primaveral. Pocos machos tratarán de aparearse a menos de 20 grados Celsius. Por nuestra parte hemos observado que los machos han de estar sometidos a temperaturas inferiores a los 10 grados Celsius durante siete semanas, cuando menos, para que muestren conducta de apareamiento al exponerlos al calor.

Semejante comportamiento es inconfundible. Los machos reconocen primero a las hembras a través de una feromona: una sustancia química, segregada por los miembros de una especie, que controla la fisiología y la conducta de otros congéneres. En este caso, la hembra segrega el producto químico, hecho que G. Kingsley Noble,

1. UN TAPIZ ENMARAÑADO DE SERPIENTES JARRETERA en apareamiento cubre el suelo de una torca de piedra caliza en Manitoba (Canadá). El aumento de temperatura primaveral ha motivado su salida por las fisuras de la guarida, una caverna abierta bajo una cubeta. Se trata en este caso de serpientes jarretera de flanco rojo. Los machos tienen una longitud de 30 a 40 centímetros; las hembras, de 40 a 60. Ese es su principal rasgo morfológico que las diferencia a simple vista. En una sola guarida pasan el invierno hasta 10.000 individuos. Fotografía de Bianca Lavies. © 1975 National Geographic Society.

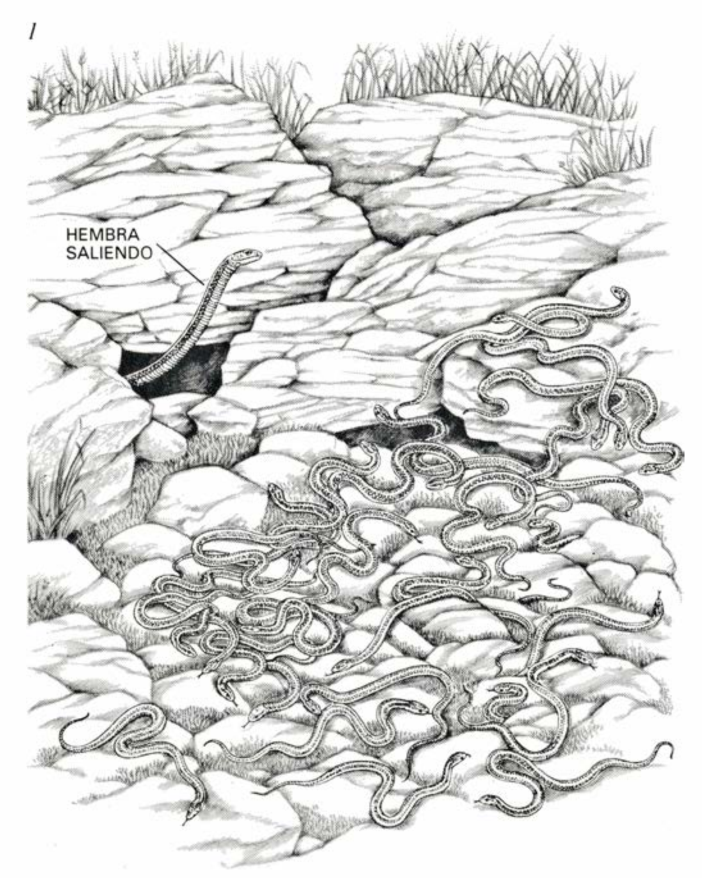
del Museo Americano de Historia Natural, dedujo hace más de 40 años en su seguimiento del comportamiento de las serpientes. Noble halló también que los machos, que normalmente ignoran a los demás machos, cortejaban a los que se había frotado contra hembras sexualmente atractivas. Los trabajos de John Kubie y Mimi Halpern, del Hospital Clínico Downstate de la Universidad estatal de Nueva York, sugieren el modo de acción de la feromona. El macho capta moléculas de feromona con la lengua, que mueve repetidamente al aproximarse a la hembra, y la lengua las libera en los órganos vomeronasales, situados en la parte superior de la boca. Las células quimiosensibles de los órganos vomeronasales envían estímulos al cerebro a través de las fibras nerviosas. (Todas las demás serpientes, y los lagartos de lengua bífida, detectan rastros químicos dejados por miembros de su especie de igual modo. Los órganos vomeronasales se encuentran incluso en los mamíferos. Suponen el medio principal a través del cual se comunican químicamente los animales. En la especie humana son vestigiales, pero están bien desarrollados en el embrión.)

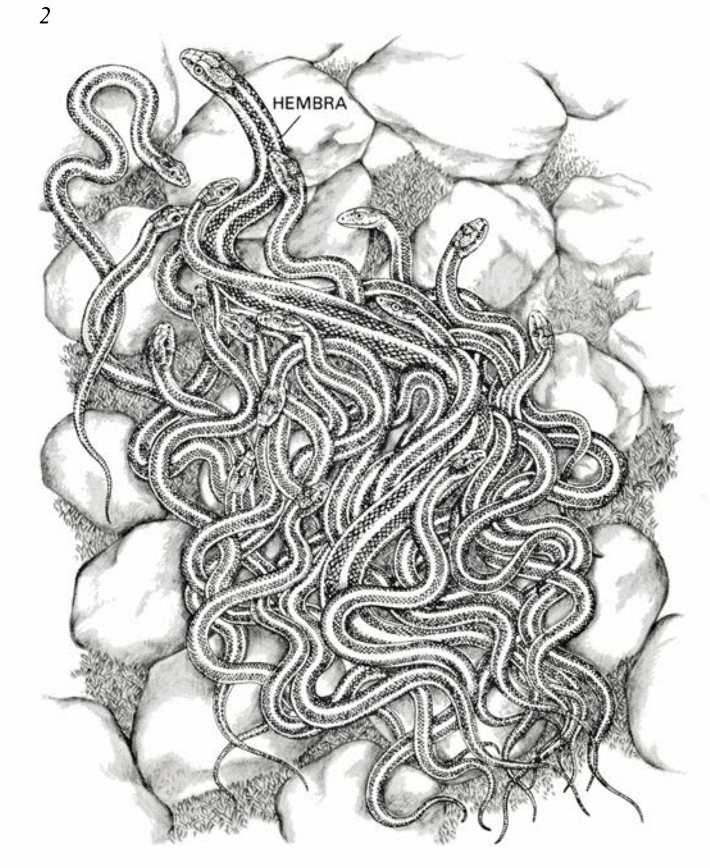
El lengüeteo se intensifica si el macho encuentra sexualmente atractiva a la hembra. Sin mayor dilación empieza aquél a frotar su mandíbula por el dorso y flancos de la hembra. Tal frotamiento mandibular se observa sólo en el transcurso de la conducta de apareamiento. El macho recorre la hembra con rapidez creciente y se tiende paulatinamiente sobre ella. Las escamas cercanas a la abertura de la cloaca (en los reptiles coinciden en ella los finales de los tractos urogenital e intestinal) son sensibles al tacto, lo que sirve al macho de guía sensorial para alinear su cuerpo con el de la hembra.

Cuando el macho está debidamente alineado, inicia unas contracciones musculares que recorren arriba y abajo su cuerpo en forma de ondas. Las ondas son el preludio de acciones posteriores que llevarán la cola del macho bajo el cuerpo de la hembra, de modo que sus cloacas coincidan. Entonces el macho consuma la penetración: enrolla la cola de la hembra hacia arriba y muestra ligeramente uno de sus hemipenes. (Los hemipenes son dos órganos copuladores parecidos a un saco, situados en la cloaca.) Unos pequeños ganchos localizados en la base de los hemipenes traban las escamas de la hembra de modo que la cloaca quede abierta. Finalmente el macho introduce completamente el hemipene en la cloaca de la hembra; el esperma entra en la hembra fluyendo a lo largo de un canal de la pared del hemipene.

La conducta de apareamiento de la hembra es también característica. Durante el cortejo que lleva a la penetración, la hembra respira más profundamente que de costumbre, aunque no aumenta la frecuencia. Si se encuentra sexualmente receptiva, permanece quieta, incluso puede cooperar con el macho levantando la cola y dilatando la abertura cloacal. Si rechaza el apareamiento, se retira ante el avance del macho y hace vibrar su cola, imposibilitando la penetración. En la penetración propiamente dicha, el macho cesa en sus movimientos y se deja arrastrar por la hembra. Los ganchos de la base del hemipene mantienen las cloacas trabadas entre sí.

La penetración marca el momento en que los machos que no han tenido éxito cesan de cortejar a la hembra y se apartan de la pareja que copula. La cópula dura normalmente unos 15 minutos. En ese tiempo, el macho deposita un tapón





2. CONDUCTA DE APAREAMIENTO de la serpiente jarretera de flancos rojos: se circunscribe a una corta e intensa época de reproducción primaveral. Durante un intervalo de tres días a tres semanas los machos se asolean cerca de la guarida de donde salieron. Las hembras abandonan el recinto una a una o formado pequeños grupos (*1*). Atraídos por una feromona (sustancia mensajera) que emite el dorso de la hembra, unos 100 machos se apiñan en un

gelatinoso y traslúcido en la cloaca de la hembra. El tapón actúa de obstrucción mecánica para posteriores apareamientos. Contiene además una feromona que inhibe el poder atractivo de la hembra. Así pues, el macho y la hembra producen feromonas con funciones opuestas. La hembra "sellada" se aleja rápidamente de la guarida.

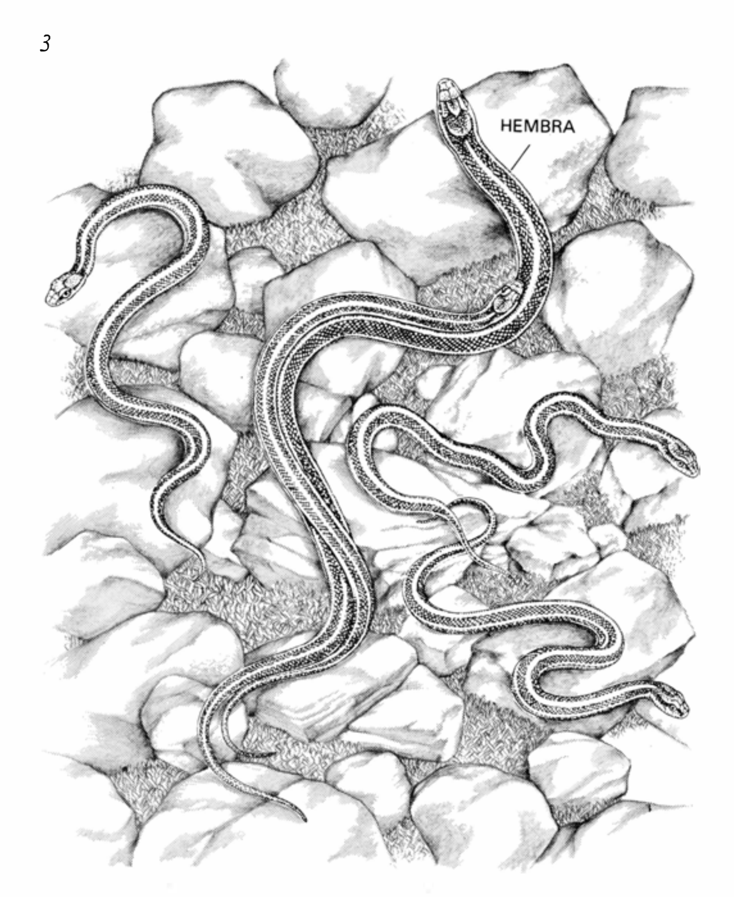
El hecho de que la piel de la serpiente jarretera esté absolutamente desprovista de glándulas que puedan segregar, almacenar o producir feromonas ha confundido durante mucho tiempo a los investigadores que trataban de descubrir la naturaleza y la fuente de donde emanaba la feromona seductora de la hembra. Dos hallazgos recientes nos sugieren posibilidades alternativas: el primero se debe a Josephine C. Rauch, de la Universidad de Manitoba, quien describió una red de capilares en la dermis dorsal del ofidio. (La dermis es la capa interna de la piel.) El segundo, realizado independientemente por Lucas Landmann, de la Universidad de Basilea, y Harvey Lillywhite, de la Universidad de Kansas, fue que la piel no constituía ninguna barrera impermeable; permitía el paso de lípidos (moléculas grasas) a su través. A partir de esos datos pensamos que la feromona de atracción de las hembras podía ser una sustancia humoral, acarreada por la sangre, que dejaba la red de capilares y se difundía a través de la piel.

Basándonos en la observación de Noble, según la cual los machos cortejan machos que se han frotado contra hembras atractivas, diseñamos un experimento sencillo para ensayar el efecto de la feromona. Esparcimos varias sustancias sobre el dorso de algunos machos y nos fijamos en la respuesta de los otros. Puesto que el restregamiento de mandíbula se observa sólo en la conducta sexual, constituiría una prueba inequívoca de la presencia de la feromona atractiva. En nuestras experiencias iniciales untamos suero sanguíneo de machos sobre el dorso de otros machos; no producía ningún movimiento. Probamos entonces con estrógenos, la hormona sexual femenina; tampoco hubo respuesta. Luego tratamos con suero sanguíneo de hembras inyectadas con estrógenos. Sabíamos que los estrógenos conferían un poder de atracción sexual en diversos vertebrados, incluida la serpiente jarretera, y un trabajo anterior había establecido que una inyección de estrógeno en una hembra de esta especie la hacía atractiva ante los machos; es decir, los estrógenos inyectados estimulaban la producción de la feromona atractiva.

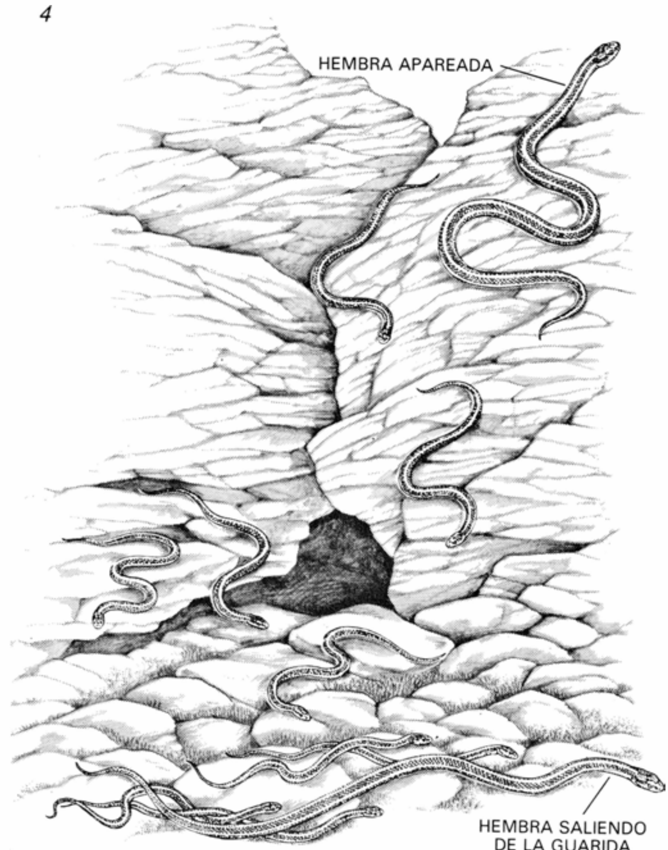
El nuevo resultado fue concluyente: el suero sanguíneo de las hembras tratadas con estrógenos estimulaba una conducta de cortejo, de lo que se dedujo que la feromona se encontraba en la sangre. Sorprendentemente, el suero sanguíneo de machos tratados con estrógenos instaba también una conducta de cortejo, aunque los machos sometidos a este tratamiento no atraían, por sí mismos, a otros. Quizá la feromona seductora, que normalmente no se halla en el macho, no podía percolar a través de su piel.

Para identificar la feromona preparamos extractos de piel de hembras tratadas con estrógenos. Puesto que la feromona actúa sólo sobre machos que están en contacto directo con hembras atractivas, sospechamos que no era una sustancia volátil; podía ser una proteína, que no se evapora fácilmente. Nuestro ensayo de conducta demostró que no era una proteína. Los machos no cortejaban a aquellos otros cuyo

3



4



enjambre de apareamiento (*2*). Uno de los machos logrará el apareamiento, introduciendo un hemipene en la cloaca (abertura urogenital) de la hembra. Los demás se dispersan inmediatamente (*3*). La hembra inseminada, que ha perdido su encanto para los machos con la feromona que su pareja le ha estampado en la cloaca, abandona inmediatamente el lugar. Los machos que fracasaron permanecen allí, a la espera de otra hembra sin aparear (*4*).

dorso había sido frotado con la fracción proteica del extracto de la piel de hembras estrogenadas. Un ensayo posterior demostró que la feromona se incluía entre los lípidos extraídos de la piel. Ciertos lípidos tampoco se evaporan fácilmente.

Por tanto, dirigimos nuestra atención a los lípidos que circulan en la sangre de la serpiente jarretera. Los lípidos sanguíneos de todo animal vertebrado no mamífero contribuyen a la formación del vitelo de los folículos (células que se convertirán en óvulos) del ovario. Los lípidos se almacenan como fosfolípidos en los órganos llamados cuerpos grasos abdominales, y se liberan al torrente sanguíneo cuando los estrógenos actúan sobre los cuerpos grasos. Los estrógenos son segregados por los ovarios. En el hígado, los fosfolípidos se incorporan a una fosfolipoproteína conocida por vitelogenina. Este paso también está regido por estrógenos. La vitelogenina es el precursor sanguíneo del vitelo, y bajo el control de hormonas de la glándula pituitaria se convierte en vitelo al entrar, en el ovario, en un folículo en desarrollo. Aunque el gen que codifica la estructura de la parte proteica de la vitelogenina se halla en el ADN de machos y hembras, normalmente sólo se expresa en la hembra. Ahora bien, la inyección de estrógenos en un macho incrementa el nivel de lípidos en la sangre y provoca la síntesis de vitelogenina.

Ayudados por Francis J. Schwende y Milos V. Novotny, de la Universidad de Indiana, analizamos sangre de serpiente jarretera por electroforesis, técnica a través de la cual se separan unas de otras las diversas sustancias de una mezcla al desplazarse de modo diferencial por un medio (en este caso acetato de celulosa) sometido a un campo eléctrico. La sangre de machos y hembras tratados con estrógeno parecía contener abundante vitelogenina. Este ensayo encajaba bien con los ensayos de conducta que indicaban que tanto el hígado de una hembra atractiva como el de una hembra tratada con estrógenos contenían feromona atractiva, no así los cuerpos grasos. Por último, el hallazgo se mostraba coherente con un experimento de conducta en el cual se inducía el comportamiento de cortejo masculino al esparcir sobre el dorso de un macho vitelogenina extraída de la sangre de hembras tratadas con hormonas.

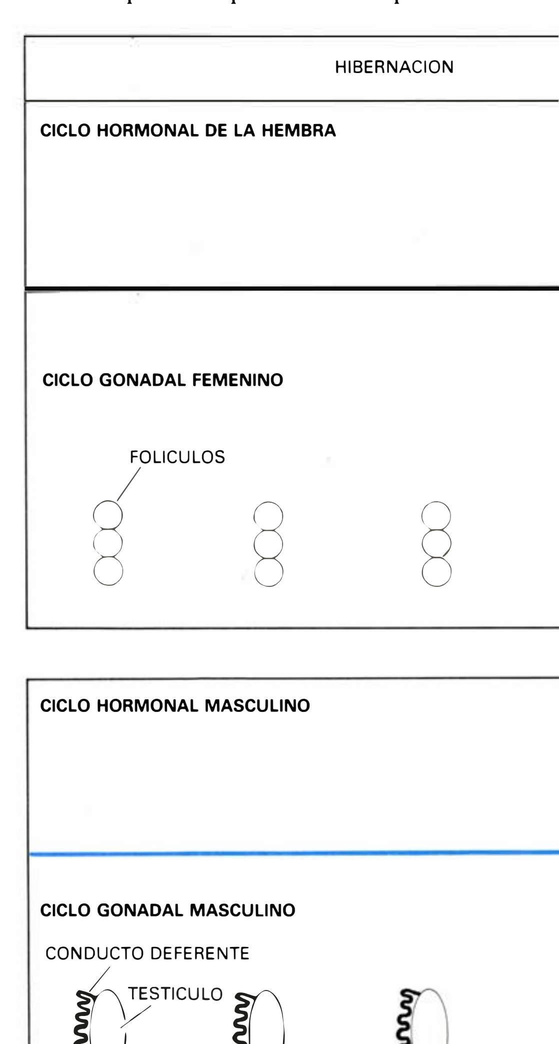
Michael C. Devine, a la sazón en la Universidad de Michigan, y Neil B. Ford, de la Universidad de Texas, han demostrado, cada uno por su lado, que el macho de la serpiente jarretera sigue a hembras de su especie e ignora a las de otras especies. Vale ello decir que la feromona atractiva es específica. La estructura molecular del vitelo también es única para cada especie. Al entrar la vitelogenina en el folículo se descompone en lipovitelina y fosfovitina, a partir de las cuales se sintetiza el vitelo. La estructura de la lipovitelina es casi igual en las diversas especies; la estructura de la fosfovitina varía de unas a otras. En un experimento de conducta empleamos vitelos de tres especies (de serpiente jarretera, de un lagarto y de un pollo); sólo el vitelo de una hembra de serpiente jarretera desencadenó el comportamiento de cortejo de un macho de su misma especie.

Disponíamos ya de pruebas de que la feromona atractiva de la hembra era la vitelogenina, que, de este modo, añadía a su papel interno de precursora del vitelo un papel externo como sustancia mensajera. Ignorábamos, no obstante, cómo se desplazaba la vitelogenina desde la sangre hasta la superficie de la piel. Para averiguarlo, congelamos la piel de la serpiente, la seccionamos y la teñimos con un colorante específico para lípidos. Se revelaron dos regiones distintas con lípidos. Una densa capa de lípidos apareció en la epidermis, la capa exterior de la piel; durante el ciclo de muda, las células epidérmicas retienen las grasas que ayudan a controlar la pérdida de agua por evaporación y facilitan la muda. Además, se hallaron abundantes sacos, o vesículas, llenos de lípidos en lo más profundo de la piel de las hembras tratadas con estrógenos, en una matriz de músculo estriado y tejido conjuntivo de la dermis. No vimos esos sacos en machos normales, pero los encontramos en la piel de los machos tratados con estrógenos.

También se hallaron lípidos en el exterior de la piel, en las regiones de articulación interescalar. En estas zonas, el grosor de la queratina, proteína que da rigidez a las escamas, es mínimo. Puesto que durante la muda se pierden lípidos, debe haber alguna forma de acumularlos. Relacionando nuestro examen de la piel con la observación de que las hembras respiraban hondamente cuando se las corteja, elaboramos la hipótesis de que la respiración dilata la piel a lo largo del dorso de la hembra y aparta las escamas para exponer los lípidos y, quizá, para emitir la feromona.

Persistía un problema: a juzgar por la conducta que provoca en los machos, la hembra de la serpiente jarretera alcanza su máximo poder seductor en primavera, cuando sale de la hibernación, en un período que puede durar de tres días a tres semanas. Sin embargo, en ese momento los ovarios de la serpiente jarretera son pequeños (hecho que trataremos luego con más detalle). Los ovarios no empiezan a crecer hasta que la serpiente se ha apareado, y no alcanzan su máximo tamaño hasta las ocho semanas de crecimiento. Puesto que los estrógenos producidos por los folículos que se desarrollan en los ovarios promueven la síntesis de vitelogenina, resulta paradójica la disparidad entre el arranque de la conducta de apareamiento y el tamaño de las gónadas.

Una explicación plausible de la para-



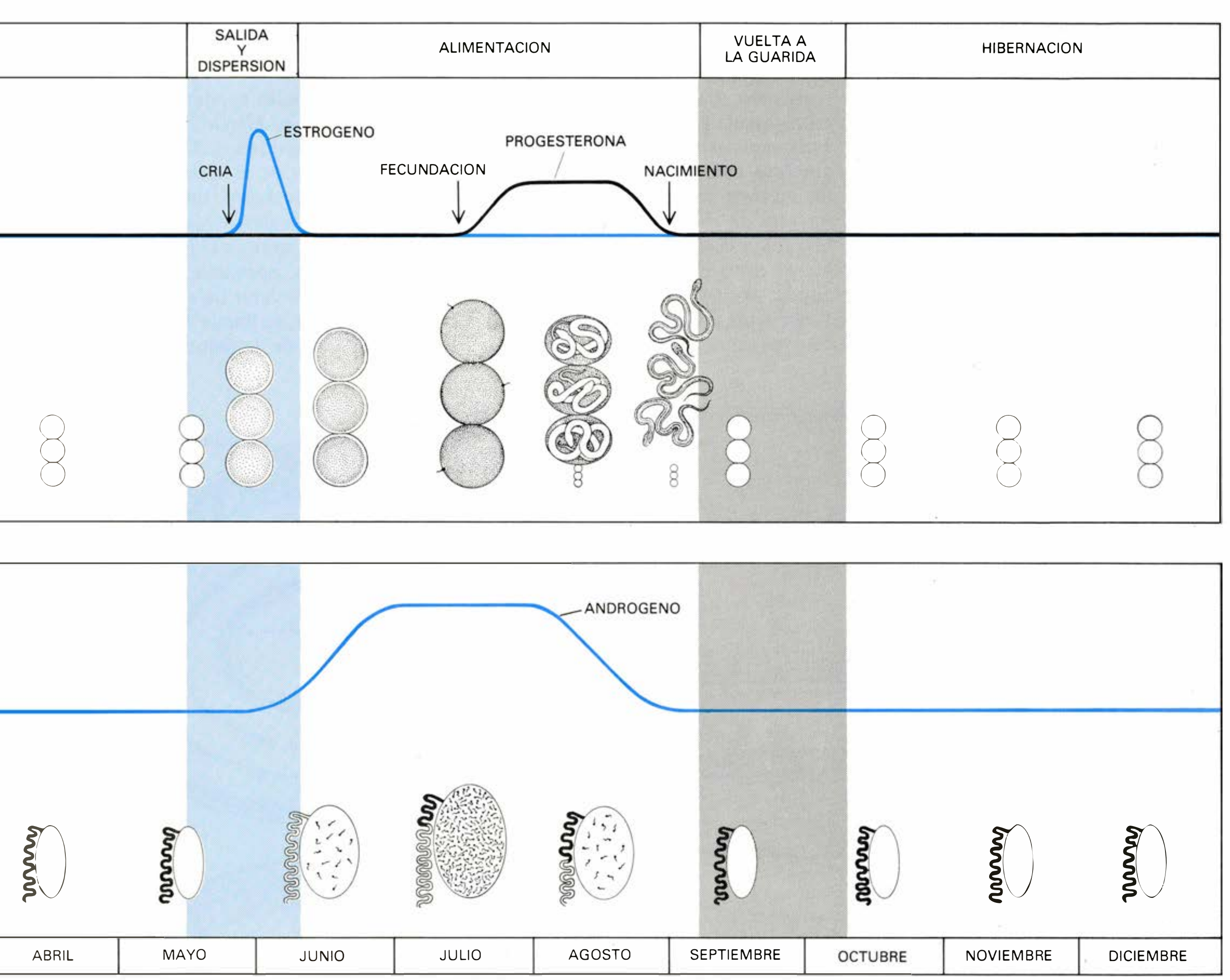
3. DESAJUSTE TEMPORAL entre fisiología y conducta característico del comportamiento reproductor de la jarretera. Desde enero hasta principios de mayo, las serpientes permanecen en su guarida. En la hembra, el nivel de estrógeno (hormona sexual) en sangre es bajo y las gónadas (los ovarios) contienen sólo pequeños folículos carentes de vite-

doja sería que la hembra almacenara en su piel la vitelogenina dejada en temporadas de apareamiento anteriores. Como en otros vertebrados, el apareamiento estimula en la hembra la liberación de gonadotropina, la hormona pituitaria que promueve el desarrollo de los ovarios. En respuesta a la gonadotropina, los ovarios desarrollan folículos, y los folículos segregan cantidades crecientes de estrógenos. Este cambio en el equilibrio hormonal, que sigue rápidamente al apareamiento, determina que la vitelogenina almacenada en la piel se desvíe hacia los ovarios, para depositarse como vitelo en los folículos en fase de desarrollo. Así pues, el apareamiento desencadena inmediatamente la síntesis de vitelo.

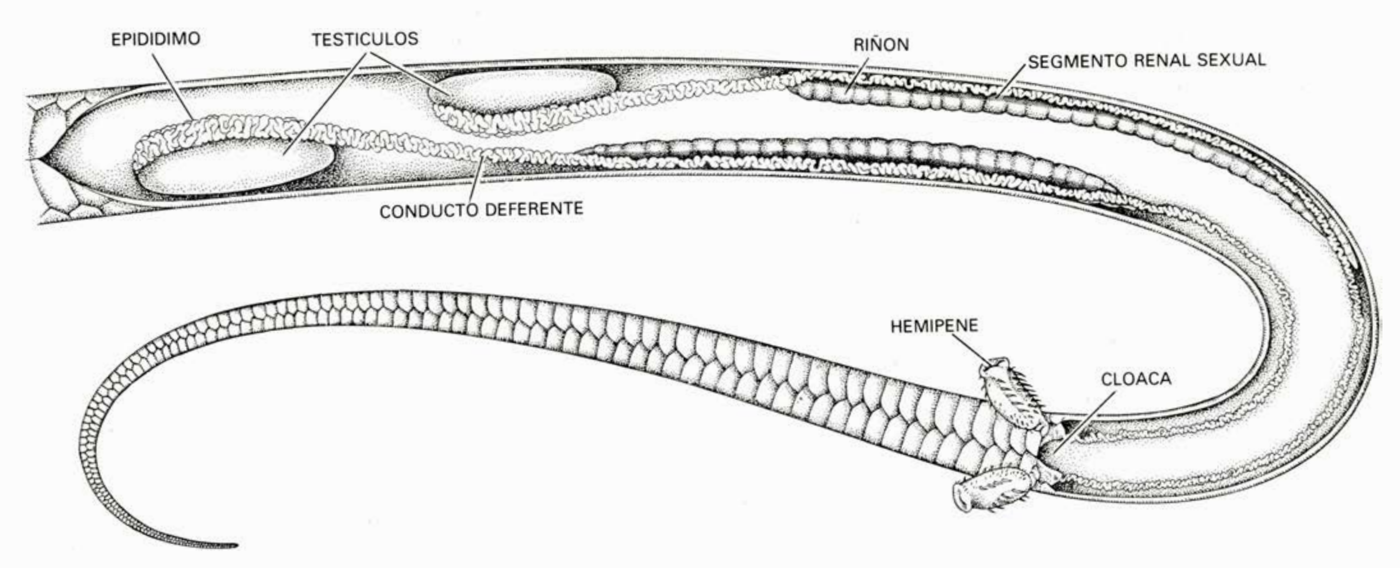
A este propósito cabe señalar que los machos jarretera muestran una fuerte preferencia por cortejar hembras grandes, y que las hembras grandes, que normalmente son más viejas que las pequeñas, pues las serpientes crecen a lo largo de toda su vida, tienden a tener más óvulos y más vitelogenina. Por tanto, los machos atraídos por hembras con más vitelogenina en el dorso eligen pareja basándose, de hecho, en el éxito reproductor de la hembra el año anterior. En efecto, los machos valoran el potencial reproductor de la hembra e intentan aparearse con las que tienen acreditada su fecundidad.

Vamos a centrarnos ahora en la feromona que hace que las hembras ya apareadas pierdan su atractivo ante los machos. Su potencia es considerable; Patrick Ross Jr., de Harvard, ha demostrado que un macho de serpiente jarretera de la especie *Thamnophis radix* no corteja a una hembra recientemente apareada, ni aun cuando se le inyecten continuamente estrógenos. Es más, si se expone un macho a una hembra apareada, cesa de cortejar a otras durante un día o más. Se trata, verdaderamente, de una feromona que inhibe a los machos: no sólo les advierte del apareamiento de la hembra, sino que deja impotentes a los que entran en íntimo contacto con ella.

Se sabe bien cómo aplica el macho la feromona repelente a la hembra. Si el tapón depositado por el macho en



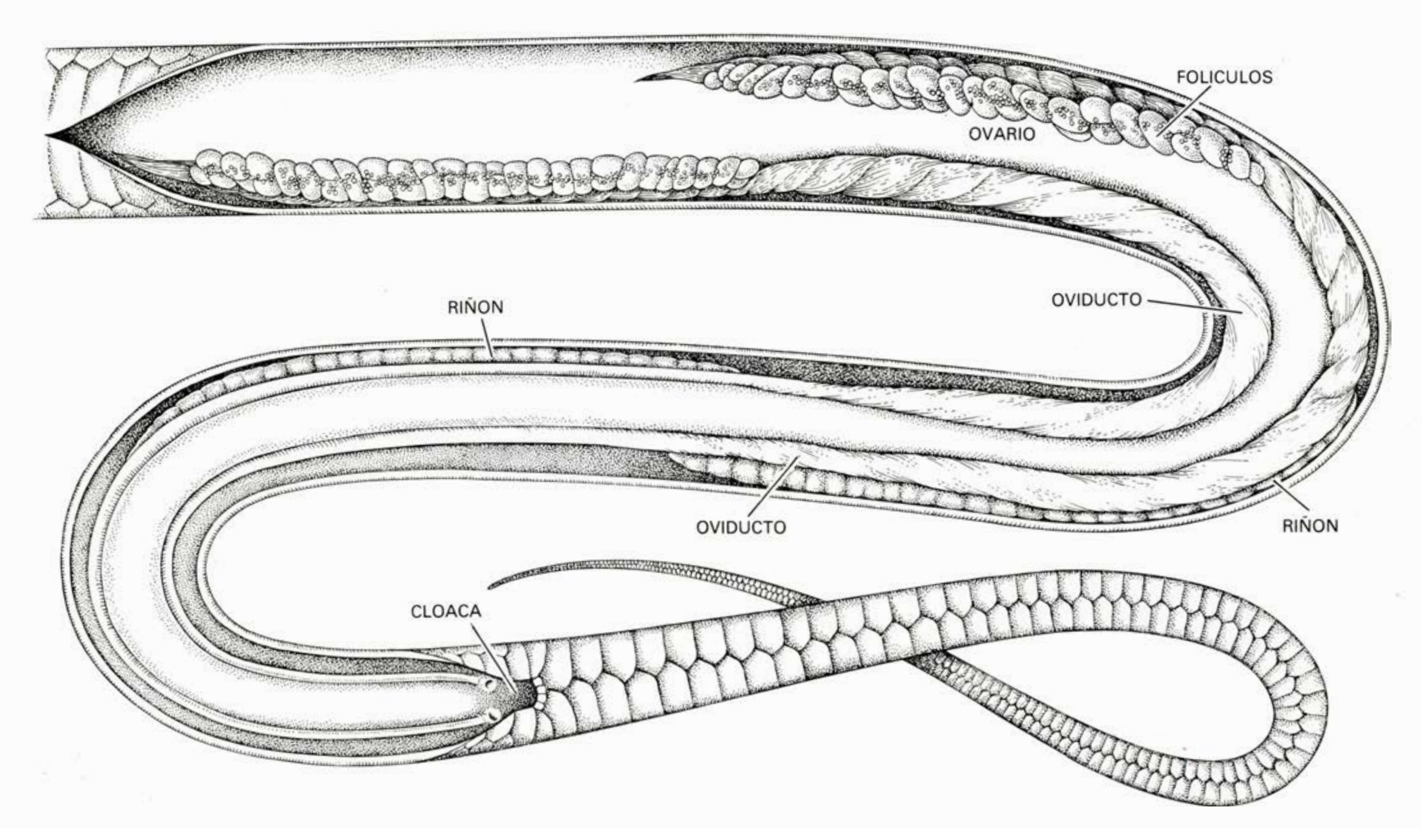
lo. En el macho, el nivel de andrógeno (hormona sexual) en sangre es bajo y las gónadas (los testículos) son pequeñas. El conducto deferente, o espermiducto, del macho se halla repleto de esperma. Las serpientes salen y se aparean a finales de mayo. Sus gónadas son aún pequeñas y sus hormonas sexuales restan deprimidas. Tras el apareamiento comienza una serie de cambios fisiológicos. La cópula induce en la hembra el aumento del nivel de estrógenos. Los óvulos responden engrosándose y llenándose de vitelo. A mediados de julio los óvulos son fecundados por los espermatozoos que la hembra ha almacenado durante seis semanas. Aumenta entonces el nivel de progesterona, la hormona de la gestación. En el macho, el nivel de andrógeno empieza a elevarse en el momento en que las hembras abandonan las cercanías de la guarida. Durante el verano, los testículos aumentan de tamaño y producen el esperma que el macho necesitará la siguiente primavera. En agosto, o a principios de septiembre, la hembra pare; luego tornan ambos al refugio.



4. ANATOMIA DEL APARATO REPRODUCTOR DEL MACHO de la serpiente jarretera. En el epidídimo, segmento del conducto deferente, se almacena el esperma durante el invierno. El segmento renal sexual es una parte del riñón que elabora una feromona que deja sin atractivo ante los machos a las hembras ya apareadas. Los hemipenes son dos órganos sacciformes que el macho evagina durante la cópula para transferir el esperma a la hembra.

la cloaca de su pareja se extrae poco después de la cópula, la hembra mantiene su capacidad atractiva. Y a la inversa: si se esparce el material del tapón sobre el dorso de una hembra no apareada y tratada con estrógenos, ésta pierde su encanto. Se conoce también la fuente de la feromona: se elabora en una porción de los riñones llamada segmento renal sexual, que elabora las secreciones que forman el tapón de apareamiento. La importancia de la feromona queda patente al recordar la historia natural de las serpientes. Si las hembras apareadas dejan de atraer a los machos no están sujetas a nuevos intentos de apareamiento y abandonan las proximidades de la guarida. Por tanto, es corto el tiempo que la hembra queda expuesta a los depredadores. Entre estos se cuentan las cornejas y los cuervos, que rapiñan las guaridas en primavera. Cuando capturan una serpiente picotean su hígado.

Aunque se cumplen ya 30 años desde que Wade Fox, de la Universidad de California en Berkeley, informara del insignificante tamaño de las gónadas de la serpiente jarretera en el momento de la reproducción, apenas si se ha caído en la cuenta del valor de tal hallazgo. Lo que no deja de llamar la atención, habida cuenta de la importancia del

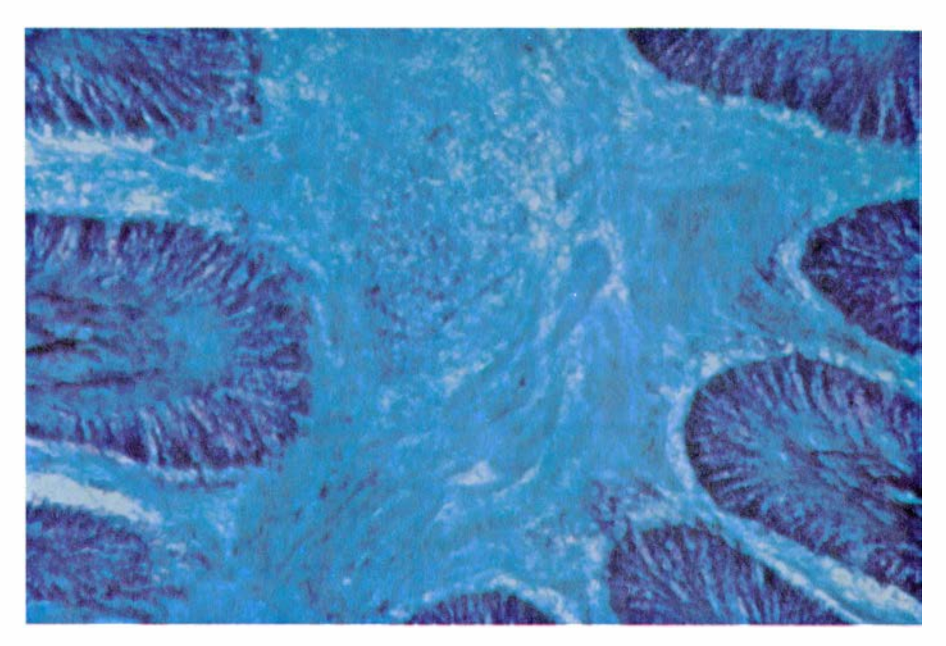


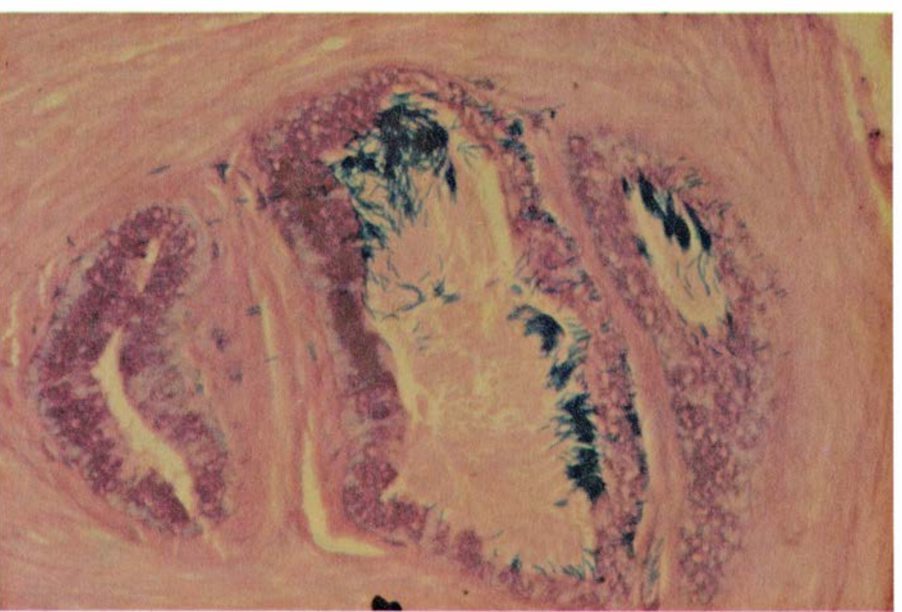
5. ANATOMIA DEL APARATO REPRODUCTOR DE LA HEMBRA de la serpiente jarretera de flanco rojo. Destacan aquí los ovarios, que en el cuerpo afilado de la serpiente son largas hileras de folículos. El esperma que la hembra recoge en primavera tarda unas seis semanas en desplazarse desde el oviducto y alcanzar los óvulos en desarrollo. En estos dibujos, obra de Patricia J. Wynne, el tamaño de macho y hembra es una vez y media el real.

descubrimiento. La mayoría de vertebrados de reproducción estacional exhiben lo que se llama modelo prenupcial de gametogénesis: las células sexuales se producen durante la temporada de apareamiento o inmediatamente después. En ambos casos los gametos se elaboran cuando las gónadas han aumentado su grosor y las hormonas sexuales que éstas producen alcanzan el nivel sanguíneo más alto del año. Las hormonas sexuales activan la conducta de apareamiento. Desde hace tiempo se sabe que la extirpación de las gónadas causa, en machos y hembras, una atonía típica de la conducta reproductora, y que la administración de hormonas sexuales adecuadas estimula la conducta sexual en animales sexualmente inactivos o a los que se les han extirpado las gónadas.

Varios estudios realizados con lagartos de la zona templada revelaron un modelo prenupcial similar. Cabía esperar, pues, que el control de la conducta de apareamiento en la serpiente jarretera respondiera al mismo modelo. Pronto se vio que no era así. Esta especie, al igual que otras muchas serpientes y ciertas tortugas, peces y murciélagos, desarrollan un modelo postnupcial de gametogénesis, esto es, los gametos se producen terminada ya la época reproductora. En el macho de la serpiente jarretera de flanco rojo, los testículos empiezan a desarrollarse una vez que ha pasado la temporada de apareamiento. A las tres semanas, las gónadas alcanzan su tamaño máximo, y los espermatozoos que producen se desplazan al llamado conducto deferente, donde restan almacenados hasta que se eyaculen en el apareamiento de la temporada siguiente. Cuando, llegado el otoño, los machos se introducen en el hibernáculo, sus testículos se encuentran en completa regresión. Al advenimiento de la primavera, las gónadas persisten en su estado de regresión, con un bajo nivel de andrógenos, u hormona sexual masculina. Si un macho no se aparea, los espermatozoos acumulados se desintegran, pero sus testículos empiezan a engrosarse al mismo tiempo que los de los machos apareados.

La hembra de la serpiente jarretera sigue también el modelo postnupcial. Cuando la hembra se aparea en primavera, su ovario contiene pequeños folículos carentes de vitelo. El apareamiento induce el desarrollo de los folículos, que se llenan de vitelo. (En este sentido hemos corroborado el hallazgo de Antonella Bona-Gallo y Paul Licht, de Berkeley.) Andrew P. Halpert ha descubierto, en Harvard, que la hembra almacena el esperma en regiones especializadas del oviducto, el conducto que va de los ovarios a la cloaca. Tras un período de seis o siete semanas, los folículos están maduros para su fecundación. Halpert descubrió también que el apareamiento de primavera iniciaba la degeneración y expulsión del esperma que permanecía en el oviducto desde el año anterior. Se sabe de una sustitución similar de esperma viejo por otro nuevo en insectos y roedores.





6. ESPERMA ALMACENADO EN EL OVIDUCTO de una hembra de serpiente jarretera de flanco rojo. Se aprecia en secciones teñidas de tejidos del oviducto. El oviducto de la micrografía superior se extrajo de una hembra diez días después de que se hubiera apareado, en primavera. En púrpura aparecen las células epiteliales que revisten el oviducto; en azul destaca una masa de esperma que llena el agujero central del canal. El oviducto de la micrografía inferior se extrajo de una hembra capturada cuando volvía a su guarida para la hibernación. Se observan con toda nitidez las cabezas de los espermatozoos. El esperma queda retenido en cámaras laterales del oviducto. Si la hembra se cruza la primavera siguiente, el esperma que guarda de la temporada anterior degenerará y será expulsado. El esperma que aparece encajado en la pared del oviducto debe haber sido barrido por el microtomo que seccionó el tejido. Las micrografías las tomó, con un aumento de 200 diámetros, Andrew P. Halpert, de Harvard.

Los organismos que exhiben gamentogénesis postnupcial plantean numerosas incógnitas. Por ejemplo ¿cómo se controla la actividad sexual de machos y hembras de serpientes jarretera, dada la carencia de los cambios hormonales que caracteriza a la gametogénesis prenupcial? El control no pueden ejercerlo sólo las feromonas. Si así fuere, la feromona atractiva provocaría siempre con-

ducta de cortejo en el macho. Sin embargo, tras el apareamiento de primavera, un macho no corteja hembras hasta que ha hibernado de nuevo.

En los primeros estudios sobre el comportamiento sexual de las serpientes jarretera se interrumpió la hibernación de cinco machos y en cada uno de ellos se implantó una cápsula de difusión lenta del andrógeno testosterona. Cuatro días más tarde, los cinco machos empezaron a cortejar hembras tratadas con estrógenos. Durante siete días, los machos mostraron conducta de cortejo; se retiraron entonces las cápsulas y la conducta cesó. La estrecha correlación entre el tratamiento y la conducta parecía altamente sugestiva. Sin embargo, correlación no equivale a causa. Verbigracia, trabajando en Harvard, Brian Camazine descubrió que los machos castrados poco después de la hibernación, que carecerían en lo sucesivo de testículos que produjeran andrógenos, cortejaban a las hembras con el mismo interés que mostraría un macho normal.

De lo que resultaba que tampoco la administración de andrógenos inducía conducta de cortejo en machos de serpiente jarretera sexualmente inactivos. Cuando iniciamos los estudios no íbamos sobrados de machos, por cuya razón no se efectuó un experimento control que consistiera sólo en interrumpir la hibernación. Al repetir la prueba con los controles adecuados, los machos no tratados mostraron conducta de cortejo. Aparentemente, las cápsulas de testosterona se habían implantado en el estudio inicial justo cuando estaba a punto de comenzar la conducta de cortejo, y se habían retirado cuando finalizaba.

La hipótesis menos arriesgada que fuera coherente con los hechos era que los andrógenos activaban los mecanismos cerebrales subyacentes a la conducta sexual del macho mientras éste hibernaba. En favor de esta hipótesis (o por lo menos para apoyar la posibilidad de que algo ocurrido durante la hibernación promueva la conducta sexual), nuestro grupo, con la colaboración de Camazine, descubrió que cuanto más se prolongaba el período letárgico más vivaz era el comportamiento de cortejo de los machos. Para verificar la hipótesis castramos algunos machos a punto de sumirse en hibernación. A otros, además de castrarlos, se les implantó una cápsula de testosterona; se sometió un tercer grupo a un tratamiento quirúrgico, pero sin castración. Al salir de la hibernación todos mostraron una intensa actividad de cortejo; en otras palabras, la hipótesis carecía de fundamento.

¿Acaso la conducta de apareamiento en primavera viene inducida por la elevación del nivel de andrógenos en circulación, producidos cuando las gónadas aumentaron su tamaño el año precedente? Para verificar esta segunda hipótesis se castraron machos sexualmente activos, una vez iniciada la gametogénesis. Se les permitió desenvolverse normalmente a lo largo de la época de reproducción y pasaron el verano alimentándose antes de entrar en hibernación. Nuestra sorpresa fue mayúscula cuando les vimos desarrollar una conducta de cortejo intensa al salir de la guarida, la primavera siguiente.

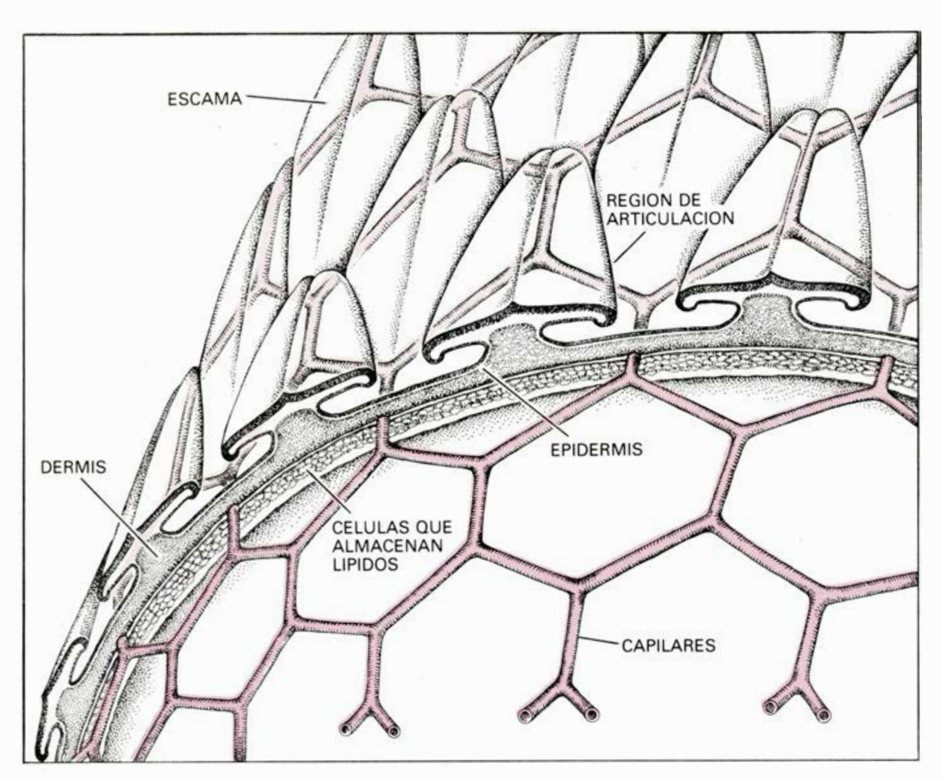
De hecho, las gónadas no son la única fuente de andrógeno del macho; las glándulas suprarrenales lo segregan también. Lo que impide que los individuos cuyas gónadas y glándulas suprarenales les habían sido extirpadas cortejen a las hembras al salir de la hibernación. Del mismo modo, los machos tratados a lo largo de esa etapa de aletargamiento con acetato de ciproterona, potente agente antiandrógeno, cortejan a las hembras al salir. Parecía inevitable que se desencadenara y declinara la conducta sexual del macho de la serpiente jarretera de flanco rojo tanto si se hallaba en posesión de las glándulas que producen hormonas sexuales como si no.

Nos planteamos luego la posibilidad de que las hormonas segregadas por la glándula pituitaria controlasen la actividad sexual actuando sobre el cerebro, usurpando efectivamente el papel de las hormonas segregadas por las gónadas. Tampoco esa solución era acertada. Los machos a los que se les extirpó la glándula pituitaria antes o durante la hibernación exhibieron conducta de cortejo al salir. Y, al contrario, machos sexualmente inactivos no despertaban ningún apetito sexual ni tratándolos con arginina-vasotocina, hormona pituitaria importante en la regulación de la conducta sexual en la salamandra de piel áspera.

En el transcurso de nuestra investigación abordamos otras vías alternativas. La administración de hormonas sinteti-

GLANDULA PITUITARIA
HORMONA GONADOTROPA
PARED DEL FOLICULO
ESTROGENO
DERMIS
VITELOGENINA
CUERPOS GRASOS ABDOMINALES
FOSFOLIPIDOS
HIGADO
VITELO

7. CAMBIOS HORMONALES inducidos en la hembra de la serpiente jarretera de flanco rojo por el apareamiento de primavera. Puede alterar el papel desempeñado por la vitelogenina, una sustancia grasa. Antes del apareamiento (*diagrama de la izquierda*) la hormona gonadotropa, segregada por la glándula pituitaria, induce a los folículos del ovario a segregar un modesto flujo de estrógeno. El estrógeno determina, a su vez, que los cuerpos grasos abdominales liberen moléculas grasas y que el hígado sintetice vitelogenina a partir de éstas. La vitelogenina se deposita, junto con otras moléculas grasas, en las capas profundas de la piel. Los autores proponen que algunas moléculas de vitelogenina alcanzan el dorso de la hembra, donde actúan como feromona que atrae a los machos para el apareamiento. Finalizado éste (*derecha*), la glándula pituitaria responde a las señales sensoriales del cerebro, inducidas por el apareamiento, segregando una cantidad creciente de gonadotropa. A su vez, los ovarios aumentan la secreción de estrógenos, lo que estimula la producción de vitelogenina por parte del hígado. Desde la piel y desde el hígado, el torrente sanguíneo acarrea vitelogenina hasta los ovarios. Aquí se transforma en el vitelo de los óvulos en desarrollo, que serán fecundados por el esperma que la hembra guarda en sus oviductos.



8. RECORRIDO DE LA VITELOGENINA hasta el dorso de la hembra para, como feromona, atraer a los machos durante la época reproductora. Se deduce de la presencia de una red de capilares y células que almacenan moléculas grasas en la dermis, capa profunda de la piel. La vitelogenina deja la sangre y fluye a través de los capilares filtrándose fuera a través de las regiones de articulación entre las escamas.

zadas en el cerebro, incluidas la liberadora de la hormona luteinizante (LHRH) y melatonina, no tuvo efecto sobre los machos. Como tampoco lo tuvo la administración de dopamina, adrenalina, noradrenalina y serotonina, sustancias todas ellas estimulantes nerviosos, ni la administración de tiroxina, glucosa y varios tipos de iones cuyos niveles difieren marcadamente en las serpientes aletargadas y en las activas.

¿Qué es, pues, lo que controla la conducta sexual de la serpiente jarretera de flanco rojo? Nadie tiene todavía la respuesta. Pero algo se ha avanzado recientemente en el camino de la solución. Según parece, si se inyecta suero de machos sexualmente activos a otros sexualmente inactivos, estos últimos empiezan a cortejar hembras a los pocos días. Por el contrario, el suero de un macho inactivo no ejerce efecto alguno sobre otro macho inactivo. Por tanto, la investigación se dirige ahora a descubrir qué hay en la sangre que induce la conducta de cortejo en el macho.

La conducta sexual de una serpiente jarretera en el campo y en el laboratorio nos introduce en el conocimiento de las adaptaciones fisiológicas y de comportamiento que acomodan un animal a su medio. En el caso de la serpiente jarretera de flanco rojo, el aumento de la temperatura en primavera desencadena su salida de la guarida y el inicio del preciso ciclo anual de conducta de apareamiento y engrosamiento de gónadas. La gametogénesis postnupcial permite el apareamiento en la misma boca del refugio; en esa época, la población está concentrada, por lo que el apareamiento es altamente probable. La gametogénesis postnupcial asegura también que una hembra no desperdicie energía engrosando huevos sin utilidad; forma vitelo sólo si se la insemina.

En México, donde la oscilación de la temperatura a lo largo del año no es tan pronunciada como en Canadá, y la serpiente jarretera indígena no hiberna, hemos encontrado un modelo algo diferente. La serpiente jarretera *Thamnophis melanogaster* presenta allí varias temporadas de apareamiento. Cada gestación agota los almacenamientos de lípidos de la hembra, aunque luego recupera el peso suficiente para que su cuerpo extienda de nuevo sobre su piel cantidades sustanciales de la feromona atractiva vitelogenina. En ambas serpientes, canadiense y mexicana, una combinación de conducta y fisiología adapta el organismo al medio para permitir la supervivencia de los individuos y la perpetuación de la especie.

Física de los timbales

Las vibraciones de una cuerda de violín forman una serie armónica con un tono definido; no así las de una membrana ideal. ¿Por qué, entonces, da el timbal una nota clara?

Thomas D. Rossing

Cualquier espectador con sensibilidad por la música dará fe de que el bombo que se toca en la banda de un desfile produce un sonido potente. Pero carece de nota definida. Lo cual es cierto no sólo para los modelos pequeños, de 66 a 71 centímetros de diámetro, usuales en los pasacalles, sino también para los mayores, de 91 a 101 centímetros de diámetro, propios de las grandes orquestas. Y ello vale, asimismo, para la caja clara, el tambor tenor y otros muchos tipos de tambores. Pero hay un grupo de tambores, los timbales, que provocan la sensación de nota definida. Sensación que producen también la tabla india y otros instrumentos de la clase del tambor. ¿Qué sucede, pues, con éste para originar familias tan dispares?

Antes de contestar a la pregunta conviene que nos detengamos en algunos presupuestos teóricos. Los verdaderos tambores (y excluimos así a los metálicos y a cuantos se construyen de troncos huecos) tienen todos parche (o parches): una membrana sometida a tensión. ¿Cómo vibraría una membrana ideal? Desde el punto de vista musical, cualquier membrana, sea real o ideal, se considera análoga a la cuerda de un instrumento de este nombre, con la salvedad de que la cuerda tiene sólo una dimensión, la longitud, y las membranas poseen dos: la longitud y la anchura. En la cuerda y en la membrana, la fuerza "restauradora" que hace vibrar el sistema, después de aplicada la presión que la deforma, es la tensión. En el caso de la cuerda, la tensión se aplica linealmente y se ajusta por medio de una clavija; cuanto mayor sea la tensión, tanto mayor será la nota fundamental de la cuerda. Cuando se trata de una membrana circular, un parche por ejemplo, la presión se aplica por la circunferencia. Y como en la cuerda, la membrana se afina variando la tensión.

Sin embargo, entre las vibraciones de una cuerda ideal y las de una membrana ideal también media una diferencia importante. Las frecuencias de los sobretonos de la primera son armónicos, múltiplos enteros de la frecuencia fundamental; en el caso de la membrana ideal, empero, las frecuencias de los "modos" no son armónicos. Además, los nodos de la cuerda vibrante (es decir, las posiciones a lo largo de su extensión que permanecen, en esencia, estacionarias mientras que el resto se halla en movimiento) son, de hecho, unidimensionales: son puntos. Bidimensionales, los nodos de la membrana que vibra; vale decir, son líneas. Por último, las membranas presentan dos tipos de nodos: círculos concéntricos con la circunferencia del parche y diámetros bisectores de la circunferencia.

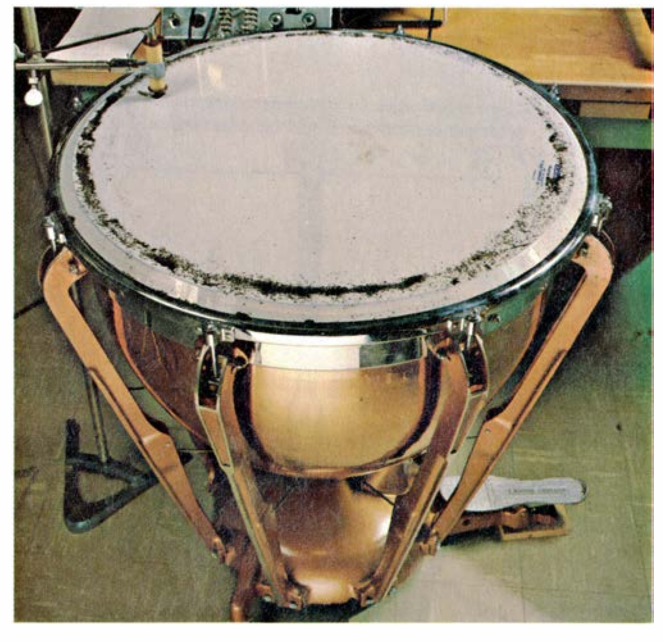
Se aconseja designar las frecuencias de los modos de un parche mediante pares de dígitos. Con el primer dígito se indica el número de nodos diametrales en la frecuencia del modo; con el segundo, el número de nodos circulares. Sea el caso, por ejemplo, en que la oscilación de la membrana tiene sólo un nodo en la circunferencia del parche; el modo se designará (01). Si tomamos este modo como fundamental de una membrana ideal, le asignaremos el valor 1. El segundo modo, el siguiente en un orden de frecuencia creciente, tendrá un nodo circular y un nodo diametral; lo indicaremos por (11). En una membrana ideal, su frecuencia multiplica 1,59 veces la del modo fundamental. El modo tercero, con un nodo circular y dos nodos diametrales formando un ángulo recto, se designará (21); será su frecuencia de 2,14. El cuarto modo, (02), constará de dos nodos circulares y tendrá una frecuencia de 2,30.

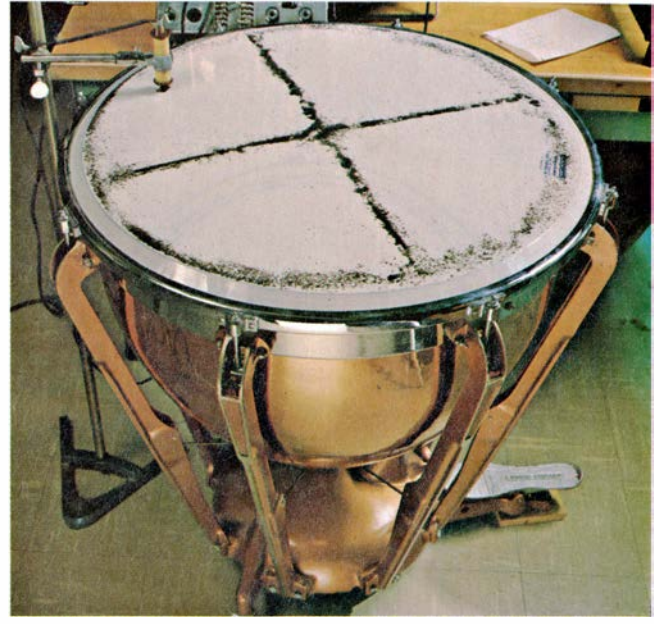
Las líneas nodales reflejan el movimiento general de la membrana en vibración. En el modo (01), la membrana entera se mueve arriba y abajo. En el (11), en el que la membrana aparece biseccionada por el modo diametral, una mitad de la membrana se mueve en sentido opuesto al de la otra; en el modo (02), el círculo interior de la membrana y el círculo exterior se mueven en sentidos opuestos. A medida que se multiplica el número de nodos y aumenta la frecuencia del modo, los movimientos vibratorios crecen en complejidad.

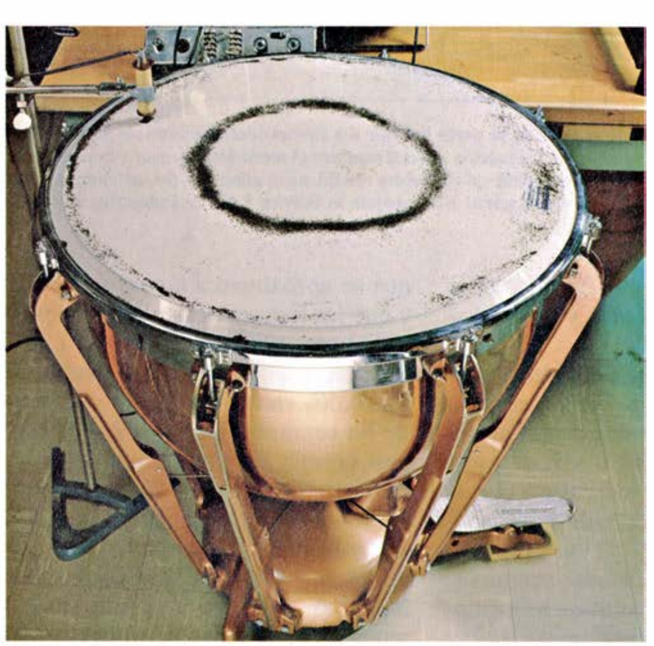
La frecuencia del modo fundamental de una membrana se determina por una serie de factores. Por ejemplo, doblando la tensión de la membrana se incrementa su frecuencia en media octava. El diámetro de la membrana influye también en la frecuencia, aunque en una relación inversa: la frecuencia fundamental de una membrana de 50 centímetros de diámetro es un 60 por ciento superior a la de otra que midiera 80 centímetros de diámetro.

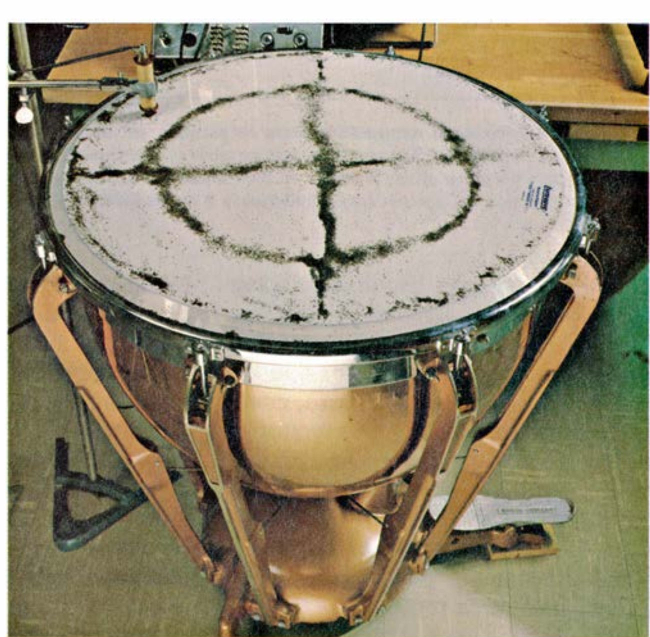
Hace más de un siglo, Hermann von Helmholtz, fisiólogo alemán de extensa cultura, descubrió que todo sonido musical que producía una límpida sensación de nota debía tener varios sobretonos armónicos potentes; es decir, además de una frecuencia fundamental, sobretonos con frecuencias relacionadas con el fundamental por múltiplos

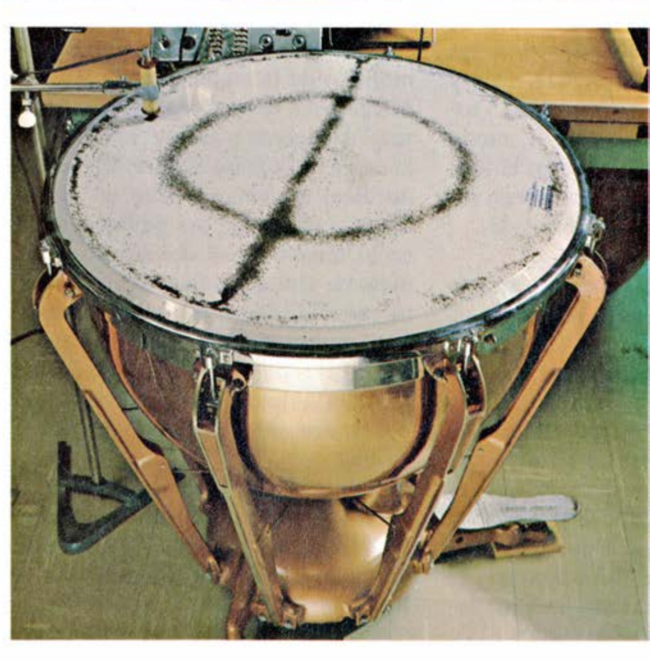
1. PARCHE DE UN TIMBAL rociado con polvo para mostrar, en forma de configuraciones Chladni, seis de sus modos de vibración. El polvo se amontona en los nodos, zonas del parche donde las vibraciones son más débiles. Por convención, las frecuencias de los modos se designan con pares de dígitos; el primer dígito indica el número de nodos diametrales y, el segundo, el de nodos circulares. Aquí, de arriba abajo, a la izquierda, los modos son (01), es decir, un nodo circunferencial y ningún nodo diametral; (02), dos nodos circulares sin nodo diametral, y (12), los mismos dos nodos circulares y un nodo diametral. De arriba abajo, a la derecha: (21), dos nodos diametrales y un solo nodo circular; (22), dos nodos circulares y dos diametrales, y (31), un nodo circular y tres nodos diametrales. El brazo que se aprecia en la parte superior izquierda de cada fotografía, y que casi roza la membrana, obliga a que un pequeño imán fijado al parche vibre a frecuencias preseleccionadas. Las configuraciones reciben el nombre del físico alemán Ernst Chladni (1756-1827), quien estudió por este método la vibración de planchas y membranas.



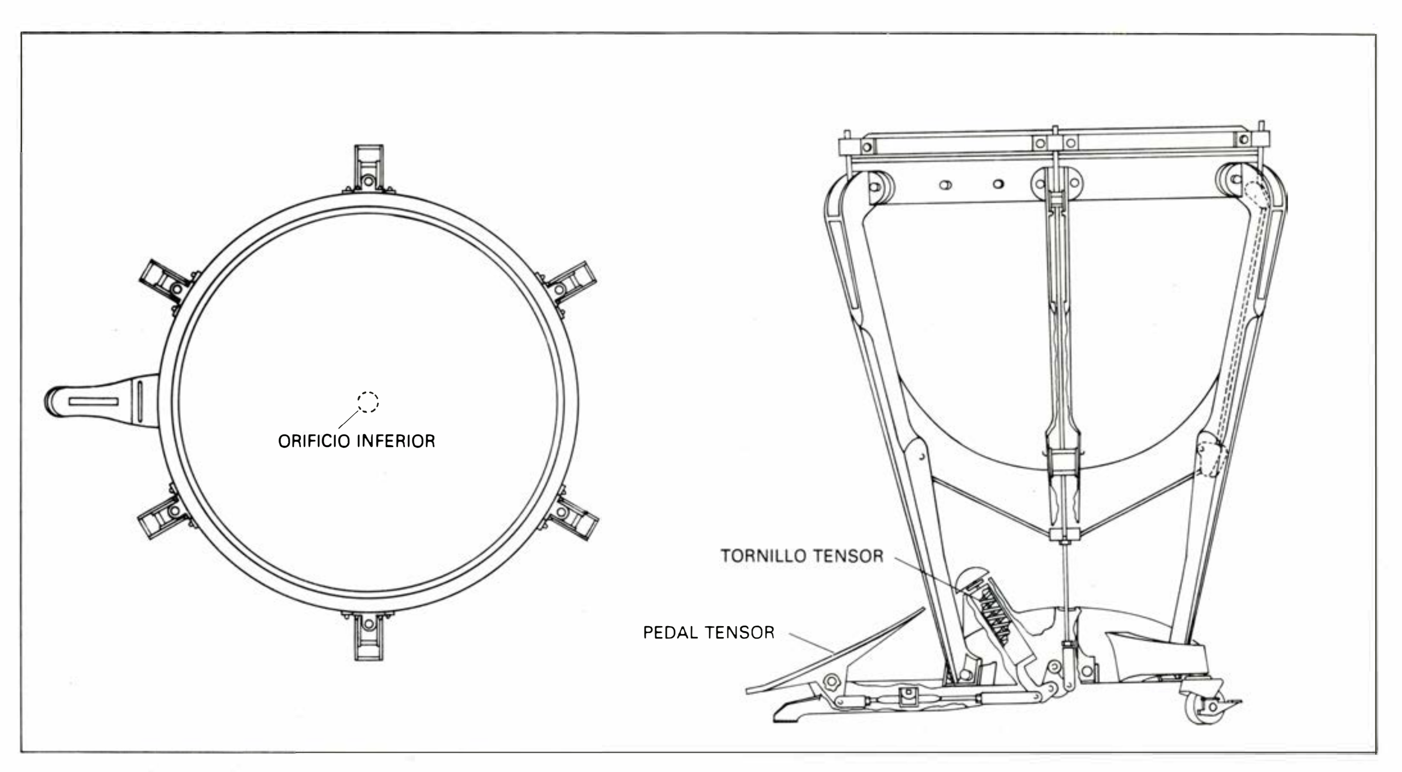












2. TIMBAL representado esquemáticamente en planta y en alzado. En el primer dibujo se observan claramente los seis tornillos que circundan la caja de resonancia y permiten afinar el timbal en toda la extensión de una octava, ajustando la tensión del parche. La circunferencia a trazos indica el orificio que se abre en la parte inferior del timbal (del que carecen algunos de esos tambores). La sección parcial muestra el mecanismo tensor controlado por el pedal que permite al timbalero modificar la afinación del instrumento durante la interpretación. Este modelo lo fabrica Ludwig Industries de Chicago.

de números enteros. Escribiendo sobre las sensaciones de los tonos, señaló que los tonos con series de armónicos de intensidad moderada hasta el sexto modo sonaban ricos y musicales. Pero, como ya he advertido, los modos vibratorios de una membrana ideal no forman una serie de múltiplos de números enteros. Las razones son 1:1,59:2,14:2,30:2,65::2,92 y las vibraciones de tal membrana difícilmente pueden crear una sensación clara de tono.

Esta observación nos hace retroceder de lo ideal a lo real, porque si una membrana ideal no da la sensación definida de tono, un timbal sí la da. Y no constituiría el instrumento de percusión más importante de la orquesta si ocurriera de otra forma. Los timbales pueden afinarse dentro del campo de una octava, ajustando la tensión del parche por medio de seis u ocho tornillos alrededor de la circunferencia. Además de los tornillos tensores, la mayoría de los timbales modernos disponen de un mecanismo tensor de pedal que permite al instrumentista variar la tensión del parche dentro de un campo bastante amplio, amén de la tensión previamente preestablecida, dándole un campo de afinación superior a una sexta musical. En una orquesta sinfónica, el timbalero toca de tres a cinco timbales; no es usual que haya más instrumentos o más timbaleros. El caso límite probablemente sea la *Grand-Messe des Morts* (Misa de Requiem) de Berlioz, obra que requiere 16 timbales y 10 timbaleros.

Un timbal bien afinado, debidamente percutido, hace que se perciba un fundamental fuerte y dos o más armónicos. A finales del siglo XIX, el físico inglés Lord Rayleigh descubrió que el tono principal era generado por las vibraciones del modo (11). Además, identificó tres armónicos sucesivos: musicalmente a intervalos de una quinta perfecta, una séptima mayor y una octava por encima del tono principal. Las adscribió, respectivamente, a las vibraciones de los modos (21), (31) y (12). Sus frecuencias crecientes, tomando como fundamental el modo (11), son 1,50, 1,88 y 2,00 veces el fundamental. En una membrana ideal, las frecuencias serían 1,34, 1,66 y 1,83.

Si consideramos que no se disponía de aparatos acústicos refinados en la época de Rayleigh, sus resultados han de calificarse de sorprendentes. En nuestro laboratorio de acústica de la Universidad septentrional de Illinois he medido, con mis colegas, los diferentes modos del timbal utilizando instrumentos modernos. Estudios que nos han llevado más lejos que Rayleigh, pero siempre en la misma dirección que él iniciara hace un siglo. Por ejemplo, hemos descubierto que los modos (11), (21) y (31) del timbal tienen frecuencias que se aproximan a las razones 1:1,5:2 y que las frecuencias de los modos (41) y (51) son, típicamente, 2,44 y 2,90 veces la frecuencia del fundamental (11). Estos dos valores se hallan casi dentro de un semitono de 2,5 y 3. Por tanto, una familia de modos con uno, dos, tres, cuatro y cinco nodos diametrales emiten tonos destacados con razones de frecuencias que se hallan muy cerca de la secuencia de números enteros 2:3:4:5:6. Son precisamente estos armónicos los que dan al timbal su fuerte sensación de tono.

¿A qué se debe que los modos enarmónicos de la membrana ideal se vean obligados a formar una relación armónica? El agente principal es el efecto de la carga de la masa de aire. La membrana ideal imaginaria vibra en un vacío ideal, y el parche del timbal real vibra en el fondo de un océano de aire. La masa de aire que sube y baja reduce las frecuencias de los modos de vibración. Esta reducción, de importancia especial en el modo (11), es decisiva a la hora de establecer las relaciones armónicas entre los distintos modos del timbal.

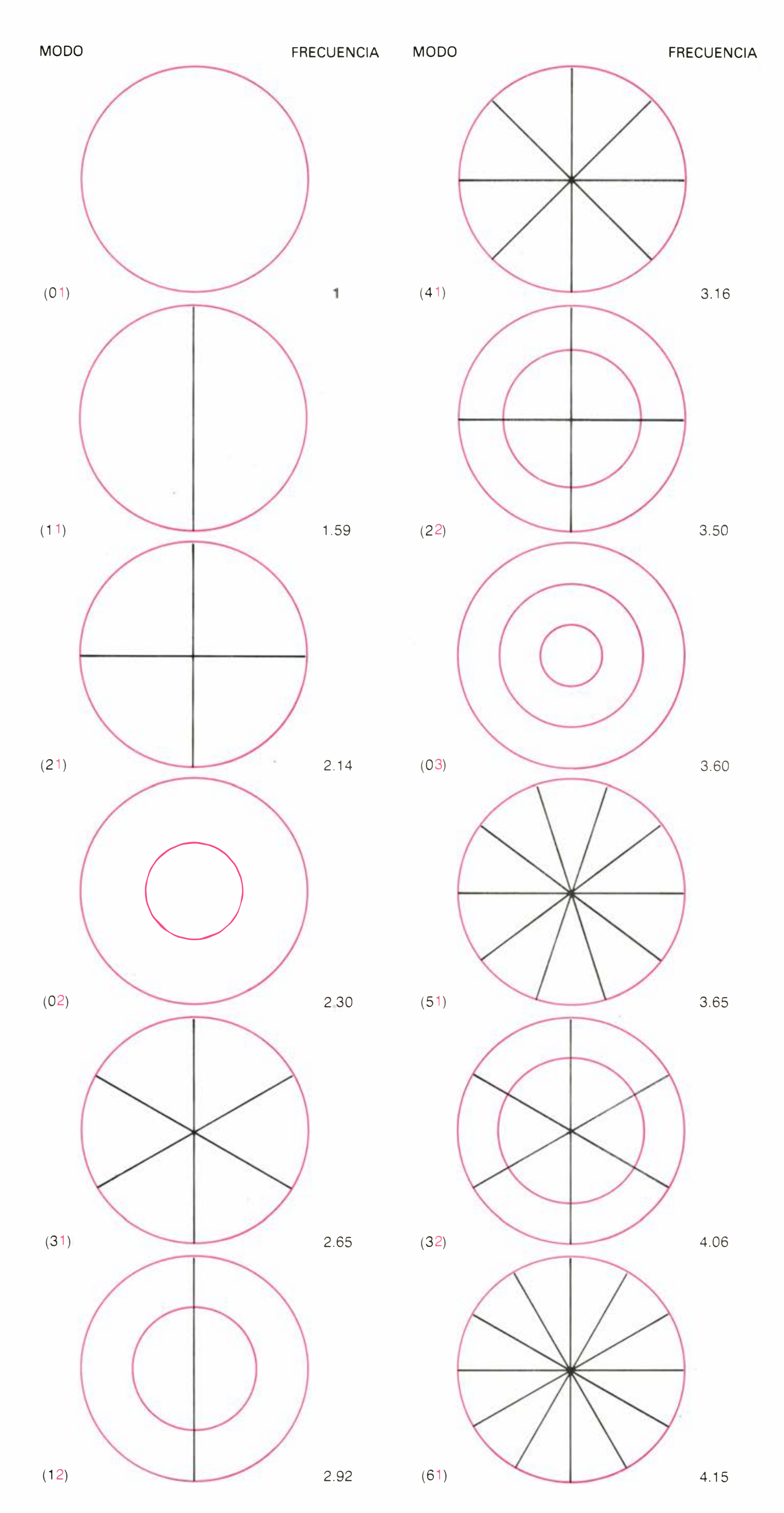
Hay otros dos efectos, de los que podemos decir que "afinan" las frecuencias del parche, porque su papel es menor comparado con la carga de aire. Nos referimos a la acción del aire encerrado dentro del timbal. El aire encerrado tiene sus propias resonancias, y

éstas, al menos potencialmente, interactúan con los modos del parche que poseen frecuencias similares.

El segundo efecto es el de la "rigidez" de la membrana. Al igual que la rigidez de una cuerda, es decir, su resistencia a curvarse, tiende a incrementar la frecuencia de los armónicos altos. Sin embargo, la rigidez de una cuerda "unidimensional" difiere de una membrana "bidimensional", donde puede caracterizarse como resistencia al cizallamiento. Como la hoja de papel, la membrana ofrece poca resistencia a la torsión al doblarla a lo largo de una línea. Sin embargo, opone una gran resistencia al tipo de torsión que se precisaría para envolver una pelota sin que se produjeran pliegues. La rigidez de la membrana, o la resistencia al cizallamiento, tiene el mismo efecto que la resistencia al curvar una cuerda: se incrementan las frecuencias de los armónicos altos. Ello no quiere decir que la resonancia del aire dentro del timbal y la resistencia del parche al cizallamiento no incidan en el comportamiento del timbal. Si bien sólo afinan los modos armónicos, tienen un efecto importante sobre otro componente de la acústica del timbal: la rapidez con que se atenúa el sonido del timbal tras percutir el parche.

Puede extraerse una serie de conclusiones sobre la carga de aire si se comparan las frecuencias registradas para los modos del timbal cuando el instrumento está en su condición usual con las frecuencias registradas cuando se ha separado la caja de resonancia. En nuestro laboratorio lo reprodujimos utilizando un timbal con un parche de 66 centímetros de diámetro y comparando las relaciones de los modos armónicos con el modo principal (11). En ambos casos, con y sin caja de resonancia, las frecuencias de los modos (21) y (31) estaban muy cerca de los valores medidos por Rayleigh: una quinta perfecta y una octava por encima del fundamental.

Obtuvimos pruebas a favor de otra de las conclusiones mediante un sencillo modelo acústico: un émbolo sometido a vibración en el centro de un gran deflector. Si bien este modelo no es muy real con respecto a un verdadero timbal, demostró que, a medida que aumentaba la frecuencia de la vibración, disminuía notablemente la carga de aire. Una técnica matemática aplicada a cálculos de carga de aire por Richard S. Christian y Arnold Tubis, de la Universidad Purdue, llegó a resultados que todavía concordaban mejor con nuestras mediciones de frecuencia,



3. LINEAS NODALES de los doce primeros modos de una membrana ideal en orden creciente de frecuencias. Los nodos circulares y sus números de modo aparecen en color; los nodos diametrales y sus números de modo se indican en negro. La frecuencia de vibración se expresa como múltiplo del modo "base" (01) y aparece a la derecha de cada diagrama. La secuencia no forma una serie armónica.

con y sin caja de resonancia, que los resultados obtenidos a través del sencillo modelo del émbolo. En resumen, la carga de aire provoca una gran disminución de la frecuencia en los modos de baja frecuencia, pero su influencia es muy reducida en la frecuencia de los modos de alta frecuencia.

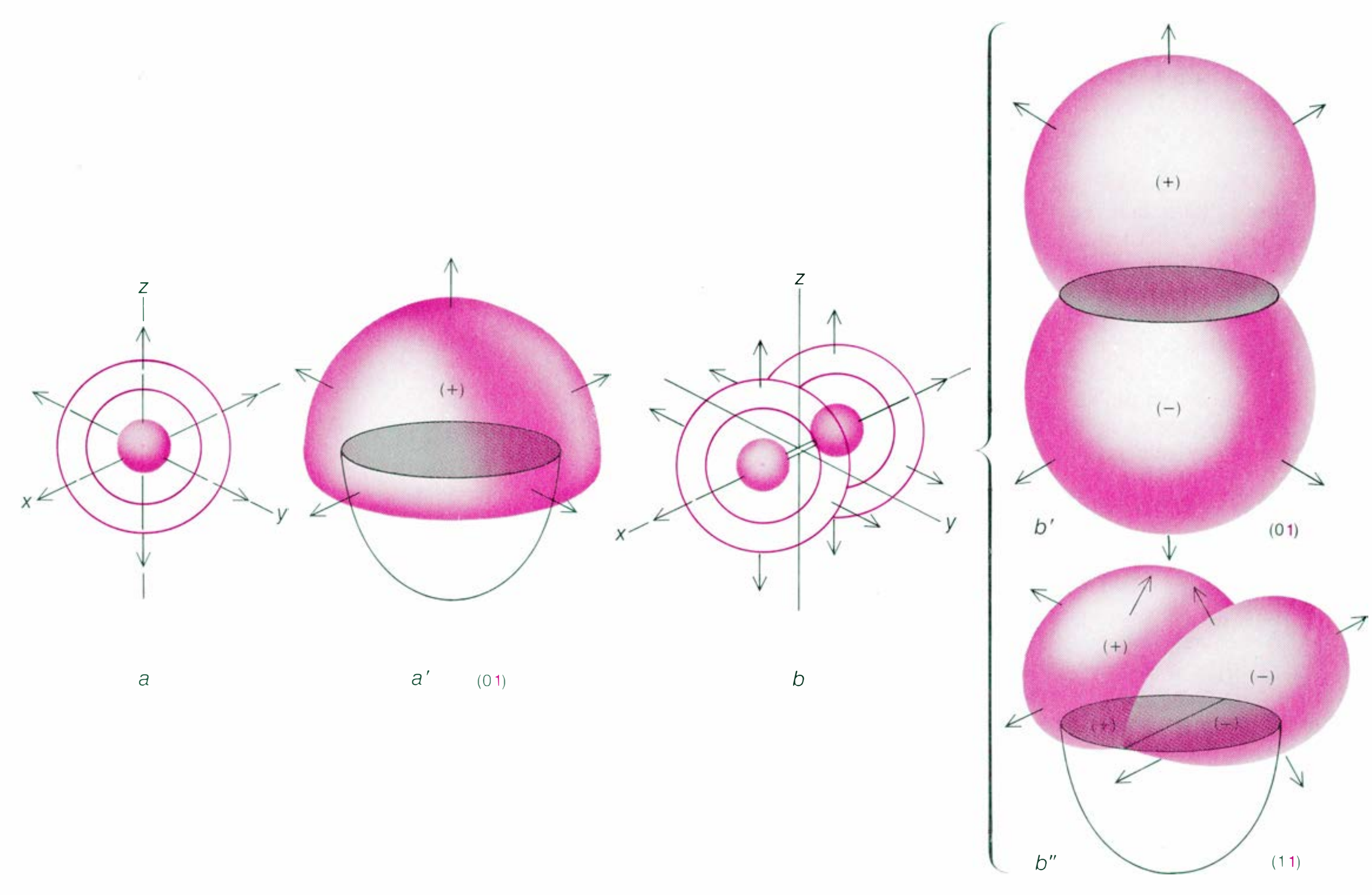
El espectro del sonido emitido por un timbal al percutirlo depende de múltiples factores: el punto donde se percute el parche, la forma y la dureza de la baqueta afelpada, la fuerza y la naturaleza del golpe e incluso la posición del instrumento y del percusionista en la sala. La importancia de golpear la membrana del timbal en su sitio "normal" para generar los armónicos deseados se demuestra fácilmente registrando el espectro sonoro: el lugar normal se halla aproximadamente a un cuarto de la distancia entre el borde del parche y el centro. Si se percute el timbal en el centro, tanto el modo fundamental (01) como los modos circulares sucesivos (02) y (03) aparecen reforzados en el espectro de los armónicos. Sin embargo, los modos circulares se atenúan con rapidez, y no cuentan mucho en el timbre del timbal. La respuesta de la membrana cuando se percute en el centro es un golpe anodino.

Para el registro de los espectros sonoros utilizamos un timbal de 66 centímetros de diámetro. Si se ignora el fundamental (01), muy atenuado, el tono principal y los sobretonos generados por un golpe normal se aproximan a las razones 1:1,5:2:2,5:3, una serie armónica basada en un fundamental, que no existe, una octava por debajo del real. Esta relación armónica hace que el sonido del timbal tenga una fuerte sensación de nota y un timbre agradable. Las mediciones realizadas en timbales de diferentes tamaños dieron resultados similares.

Sigue sin explicación una de nuestras observaciones. ¿Por qué la nota de los timbales corresponde al tono principal, y no al fundamental, que falta, de la serie armónica? Por lo que se ve, diríase que la razón estriba en que, comparadas con el tono principal, las intensidades y las duraciones de los armónicos no bastan para establecer la serie armónica completa. Según algunos timbaleros, un golpe suave en el sitio correcto con una baqueta blanda produce un sonido muy poco definido una octava por debajo de la nota nominal del timbal.

La emisión de sonido por una fuente sonora compleja se describe a menudo en forma de modelos sencillos de esferas oscilantes. El modelo más simple es el de una esfera que alternativamente se expande y se contrae, emitiendo ondas sonoras esféricas. Tal modelo de esfera única se denomina fuente monopolar. La potencia sonora total emitida por una fuente monopolar es proporcional al cuadrado de la frecuencia a la que oscila, y el sonido se emite uniformemente en todas las direcciones.

Un modelo de dos esferas oscilantes que se expanden y contraen en oposición de fase, separadas por una deter-



4. TRES MODELOS SENCILLOS de emisión sonora se comparan con sus equivalencias en el timbal; dos se representan, a la vez, como parches sin caja y como instrumentos completos. El primer modelo (*a*) es una fuente monopolar; se expande y se contrae con rapidez, emitiendo ondas sonoras esféricas a lo largo de los ejes *x*, *y* y *z*. El monopolo equivale, acústicamente, a un timbal (*a′*) que vibra en el modo (01). El sonido que se emite desde la superficie interior de la membrana no puede interferir el sonido emitido por la parte superior, por lo que el timbal constituye una fuente monopolar. El segundo modelo es un dipolo (*b*); el aire de dos globos adyacentes se bombea de un lado a otro. Cuando una fuente se expande, la otra se contrae; la emisión sonora es máxima a lo largo del eje del dipolo (*x*) y mínima a lo largo de los ejes perpendiculares (*y*, *z*). Un parche (*b′*) que vibra en el modo (01), no sujeto a la caja, equivale acústicamente a una fuente dipolar. La emisión de su superficie superior interfiere la emisión de la superficie inferior, y no se emite sonido a lo largo del plano de la membrana (*ejes* y *y z del dipolo*). Un timbal completo (*b″*) que vibra en el modo (11) equivale también a una fuente dipolar; en

minada distancia, es una fuente sonora en forma de dipolo. La emisión de un dipolo varía mucho de acuerdo con el ángulo: máxima a lo largo del eje perpendicular, decrece hasta cero a 90 grados de la perpendicular. La potencia sonora de un dipolo es proporcional a la cuarta potencia de la frecuencia; a bajas frecuencias, una fuente dipolo emite mucho menos sonido que una fuente monopolar comparable. Dos fuentes dipolo que oscilen en oposición de fase constituyen una fuente sonora cuadripolar. Su potencia sonora es proporcional a la sexta potencia de su frencuencia; por tanto, un cuadripolo es un emisor de sonido mucho menos eficaz, a bajas frecuencias, que un dipolo.

Considérense estos tres modelos en relación con la emisión de sonido de un timbal. Cuando vibra en su modo más bajo, (01), todos los puntos de la membrana se mueven en fase, es decir, se mueven hacia arriba al mismo tiempo y hacia abajo al mismo tiempo. Si el parche está sujeto a la caja de resonancia del timbal, que actúa de deflector, el sonido emitido por la superficie inferior no puede interactuar con el sonido emitido por la superficie superior, por lo que el timbal se constituye en una fuente monopolar.

Si el parche no está sujeto a la caja de resonancia del timbal, la emisión sonora de la superficie superior de la membrana interfiere la emisión sonora de la superficie inferior, y no hay emisión sonora en el plano de la membrana. Por tanto, el parche es un dipolo. También lo es un parche con caja de resonancia si vibra en el modo (11) y no emite sonido en la dirección perpendicular a la membrana. Si un parche sin caja de resonancia vibra en su modo (11), la emisión de la fuente dipolar en la superficie superior interfiere la emisión de la fuente dipolar en la superficie inferior, y el parche se constituye en un cuadripolo. Un parche con la caja de resonancia que vibra en el modo (21) es también una fuente cuadripolar.

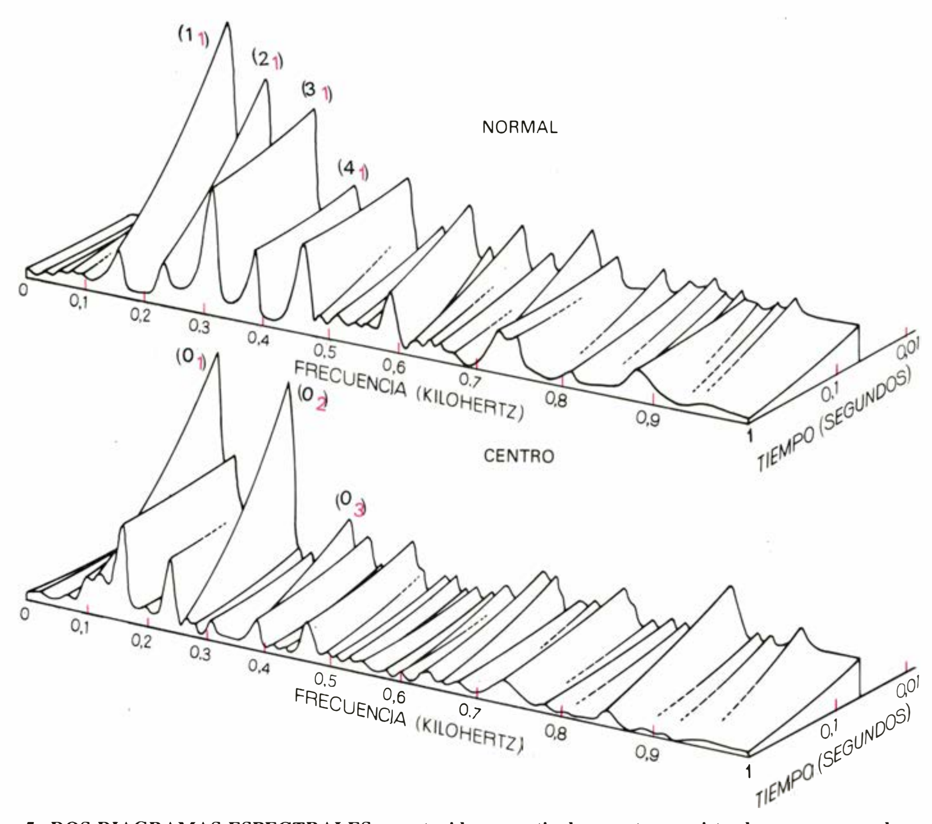
Estos modelos sencillos de emisión sonora nos explican varios fenómenos sobre el comportamiento acústico del timbal. Por ejemplo, la emisión sonora de cada modo tiene una configuración espacial distinta. En la sala de conciertos, cabe esperar que el sonido de todas las configuraciones se mezcle más o menos uniformemente por las muchas reflexiones del sonido en las paredes y en otras superficies. Generalmente suele ocurrir así, siempre que el oyente esté a varias longitudes de onda de distancia del instrumento. Sin embargo, el timbalero, o cualquier persona que se halle cerca del instrumento, probablemente oirá un sonido distinto.

La intensidad de la emisión sonora afecta a otra característica acústica del timbal: la atenuación del sonido. Como hemos visto, cuando el sonido del timbal se atenúa rápidamente (prueba de que emite con eficacia) se percibe un golpe no musical y anodino. Los modos que actúan como un cuadripolo o multipolos de mayor orden emiten con menor eficacia que los monopolos o los dipolos, y cabe esperar que se atenúen con mayor lentitud y resulten más musicales. Este efecto de atenuación lenta suele verse desplazado considerablemente por el hecho de que la eficacia de la emisión del multipolo se incrementa, con rapidez, a medida que aumenta la frecuencia del sonido. Puede predecirse que si se incrementa la tensión del parche (y por tanto la frecuencia de su vibración) disminuirá el tiempo de atenuación. Mediciones realizadas por Ronald Mills en nuestro laboratorio demostraron que esta hipótesis era correcta.

De los diversos mecanismos responsables de la velocidad de atenuación (es decir, el ritmo de pérdida de energía de la membrana vibrante), la eficacia relativa de la emisión sonora es el más importante. Sin embargo, los timbaleros juzgan subjetivamente que hay otros dos mecanismos que pueden influir. Así, la mayoría de los timbaleros prefieren parches de piel de ternera a los parches de mylar, como si con ello quisiera entenderse que se produce mayor pérdida mecánica en la membrana de mylar. Muchos timbaleros consideran, también, que un timbal de cobre suena distinto de otro con caja de resonancia fabricada de fibra de vidrio u otro material plástico; probablemente, una mayor pérdida de energía en las cajas de resonancia no tradicionales incremente la velocidad de atenuación.

este caso no se emite sonido en las direcciones perpendiculares al parche. El tercer modelo (*c*) es un cuadripolo. Los globos situados en los extremos opuestos de cada dipolo se expanden cuando los otros se contraen; la emisión sonora es máxima a lo largo de los ejes *x* e *y*, pero mínima a lo largo del eje *z*. Un parche solo (*c*′) que vibra en el modo (11) es el equivalente acústico: las vibraciones de la superficie del dipolo superior interfieren las vibraciones de la superficie del dipolo inferior. Un timbal completo (*c*″) que vibra en el modo (21) también equivale a un cuadripolo. La emisión acústica monopolar es proporcional al cuadrado de la frecuencia, la emisión de un dipolo es proporcional a la cuarta potencia y la emisión de un cuadripolo es proporcional a la sexta potencia. (Los dibujos del artículo son obra de Allen Beechel.)

¿A qué finalidad acústica sirve la caja de resonancia del timbal, aparte de actuar como deflector que



5. **DOS DIAGRAMAS ESPECTRALES, construidos a partir de espectros registrados, unos, poco después de percutir el instrumento y, otros, grabados posteriormente, muestran los picos de los diferentes modos y los distintos tiempos de atenuación. Se percute un timbal de 66 centímetros en su punto "normal" (*arriba*) y en el centro del parche (*abajo*). El golpe normal, que pone de relieve los modos (11), (21), (31) y (41), da la sensación de nota definida, y el tiempo de atenuación relativamente dilatado permite que "suene". El golpe en el centro del parche pone de relieve los modos enarmónicos (01), (02) y (03), que tienden a atenuarse con rapidez. El sonido que resulta entonces es un golpe corto de nota indefinida.**

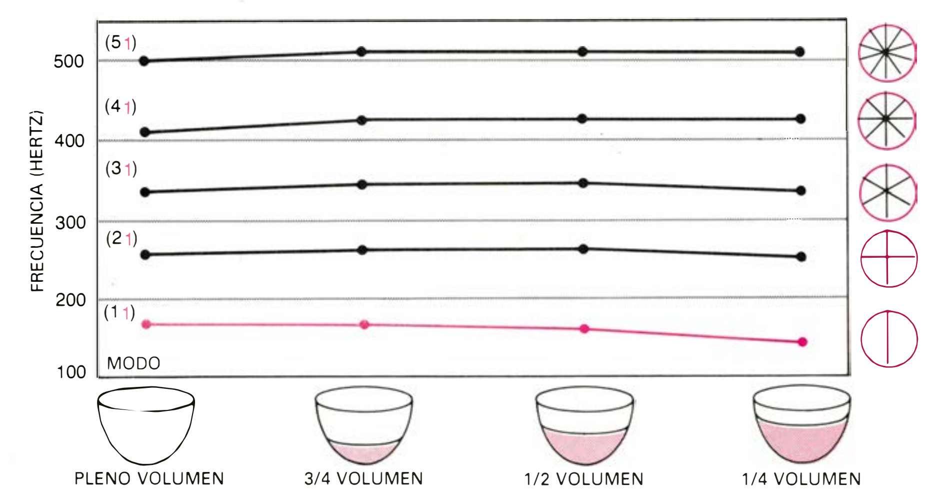
aísla la parte inferior de la membrana de su parte superior? Se constata que la presencia de la caja de resonancia incrementa la frecuencia de los modos circulares. El efecto es más intenso en el modo (01); el parche sólo vibra a 82 hertz (ciclos por segundo), y con la caja de resonancia la frecuencia es de 127 hertz. El efecto disminuye con los modos de mayor frecuencia, pero sigue siendo de signo positivo. Por ejemplo, en el modo (02) la frecuencia del parche es de 241 hertz, frente a los 252 hertz que da con la caja de resonancia en su sitio; en el modo (03), los valores son, respectivamente, 407 y 418 hertz.

Este incremento de frecuencia se produce porque, en los modos circulares, el movimiento de la membrana comprime y expande alternativamente el aire contenido en la caja de resonancia del timbal. La diferencia entre la presión interna y externa del aire del timbal actúa por sí misma como fuerza de recuperación, que se suma a la fuerza de recuperación correspondiente a la tensión de la membrana. El efecto se puede llamar de rigidez de aire, similar a la acción del aire encerrado en una caja hermética de un altavoz acústico de suspensión.

Se puede calcular cuánto se incrementa la frecuencia de un modo circular por cuenta de la rigidez del aire. Para un timbal de 66 centímetros, que contiene aproximadamente 0,14 metros cúbicos de aire, la frecuencia del modo (01) se incrementa aproximadamente en un 40 por ciento debido a la rigidez del aire si la membrana está sometida a una tensión alta, y aproximadamente un 80 por ciento en el caso de tensión baja. El modo siguiente, (02), se incrementa, respectivamente, un 2 y un 6 por ciento; los modos (03) y (04) lo hacen en menos de un 1 por ciento.

¿Cuál debiera ser la dimensión de la caja de resonancia del timbal? Con Craig A. Anderson estudiamos la cuestión por medio de un experimento muy sencillo. Redujimos el volumen de aire del timbal llenándolo parcialmente de agua. Probamos entonces el efecto del cambio de volumen de aire sobre los diferentes modos diametrales de vibración. Salvo el principal, (11), las variaciones de la configuración vibratoria medidas en hertz no eran especialmente grandes ni siquiera cuando el timbal se llenaba de agua hasta sus 3/4 partes. En el modo principal, en cambio, sí se advertían variaciones importantes. Cuando sólo quedaba una cuarta parte de la cantidad normal de aire en el timbal, la frecuencia del modo (11) se reducía en un 13 por ciento: de los 170 hertz normales se reducía a 148. Esta reducción destruía por completo las relaciones armónicas entre los modos diametrales.

El aire contenido en el timbal, igual que la membrana, presenta una serie de modos. En los instrumentos de cuerda, violines y guitarras por ejemplo, los modos vibratorios del aire encerrado en la caja ejercen un efecto notable sobre los modos de la tapa de madera del instrumento, por lo que Anderson y yo decidimos estudiar ese efecto en el timbal. Determinamos siete modos de la masa de aire y observamos que sus frecuencias aparecían bastante más altas que las correspondientes en los modos de la membrana. Así, el modo (11) de



6. **LA VARIACION DEL VOLUMEN del timbal afecta a sus sobretonos, ligera aunque significativamente. Al reducir el volumen de aire contenido en el timbal, primero en un cuarto y luego a la mitad, las frecuencias de los cuatro sobretonos apenas se vieron afectadas. Sin embargo, cuando el volumen se redujo a una cuarta parte, la frecuencia del modo principal (11) descendió, tanto por reducción de volumen cuanto por aumento de la carga del aire interior. Su relación con el modo (21) (el primer sobretono) dejó de ser un múltiplo de 1,5, se amplió a 1,67, deshaciéndose sus relaciones armónicas con los demás.**

la membrana tenía una frecuencia de 150 hertz; el modo equivalente de la masa de aire, una frecuencia de 337 hertz. Igualmente, el modo (12) de la membrana tenía una frecuencia de 314 hertz y el modo equivalente de la masa de aire, 816 hertz. Dada la magnitud de las diferencias, las vibraciones de la masa de aire del timbal interfieren muy poco las vibraciones del parche, pero esas ligeras interferencias producen cambios muy sutiles en el timbre.

La mayoría de los timbales tienen un pequeño orificio de salida de aire en el fondo de la caja de resonancia. Valiéndonos de otro sencillo experimento descartamos dos hipótesis sobre un supuesto efecto de ese orificio en la actuación del instrumento. Decía la primera hipótesis que la causa principal de la fuerte atenuación del modo fundamental (01) era la fricción viscosa del aire en el orificio. Según la otra hipótesis, de no existir esta salida de aire la masa encerrada sería más "rígida"; la presencia de este orificio evitaba así el incremento de la frecuencia del parche que conllevaría el aumento de rigidez.

Todo lo que precisábamos para realizar el experimento era un tapón de goma que cerrara el orificio. Obstruida la salida, no se apreciaba influencia alguna en el tiempo de atenuación del modo (01). En realidad el tapón reducía la frecuencia modal, más que incrementarla, en una proporción muy pequeña, un 0,4 por ciento. Esto es, en una determinada afinación, la frecuencia observada del modo (01), con orificio abierto, era de 135,4 ± 0,1 hertz, y el tiempo de atenuación era de 0,29 ± 0,05 segundos. Con el orificio cerrado, la frecuencia se reducía a 134,9 ± 0,1 hertz, y el tiempo de atenuación era el mismo. Estos resultados coincidían con la opinión de varios timbaleros experimentados, para quienes no existía diferencia perceptible entre el sonido de un timbal con el orificio abierto y el de otro con el orificio cerrado.

Los estudios realizados en nuestro laboratorio han enriquecido nuestros conocimientos de la acústica de los timbales, pero todavía no se han abordado detenidamente las propiedades acústicas de la mayoría de los otros tambores. Una excepción notable es la investigación realizada en la década de 1930 sobre los modos de la tabla india, un pequeño tambor percutido con la mano, acometida por el célebre físico C. V. Raman. Cabe esperar que en años venideros el tema fascinante de la física de los tambores reciba la atención debida.



La pared celular de los hongos

La investigación de los procesos implicados en su formación ha puesto de manifiesto los mecanismos de síntesis, secreción y ensamblaje de los distintos componentes, cristalinos y amorfos, que le dan estructura

Rafael Sentandreu, José Ruíz-Herrera y M. Victoria Elorza

Con muy pocas excepciones, las células están rodeadas de una capa de polisacáridos, solos o asociados a proteínas, las glicoproteínas. La capa refuerza y confiere resistencia a la membrana plasmática, que es la envoltura celular. De ese modo, la membrana se enfrenta robustecida a los cambios osmóticos, de diferencia de presión, que ha de soportar en su labor protectora del interior celular. El glicocálix, así se llama la capa en cuestión, no reviste especial interés mecánico en las células cuyo medio ambiente es muy estable (situación conocida por homeostasis), verbigracia, las células sanguíneas; pero sí adquiere importancia en las que se encuentran sometidas a cambios bruscos en su medio. Y, en consonancia, el glicocálix será en estas últimas de estructura más rígida, originando la pared celular. Dicho muro se convierte en verdadero esqueleto externo de la célula, en su exoesqueleto.

Hay notables diferencias químicas y de estructura fina entre la pared celular de una célula eucariota y la de otra procariota. Las células eucariotas deben la rigidez de su pared a las microfibrillas de los polisacáridos, de las que carecen los procariotas. Las microfibrillas son estructuras formadas por la asociación lateral de largas cadenas de azúcares, que actúan a modo de varillas rígidas y protegen la integridad de la célula.

Los hongos son organismos eucariotas, vale decir, organismos cuyas células contienen su material genético encerrado en núcleos separados del citoplasma por una membrana, distinta de la plasmática que recubre a la célula entera. Como en cualquier otro ser vivo, el éxito biológico de los hongos se mide por su capacidad de colonizar nuevos nichos ecológicos, o lo que es lo mismo, por su capacidad de dividirse lo más rápidamente posible utilizando las fuentes nutricionales de su entorno. A partir de propágulos, o extensiones, que absorben material nutritivo del medio, los hongos se diseminan en forma de colonias que avanzan por ambientes distintos, muchos de ellos agresivos que terminan incluso por alimentarse del propágulo inicial. Para evitar esa eventualidad, el protoplasma de las células del hongo se recubre de una capa protectora, la pared celular, que le permitirá resistir las condiciones adversas del medio.

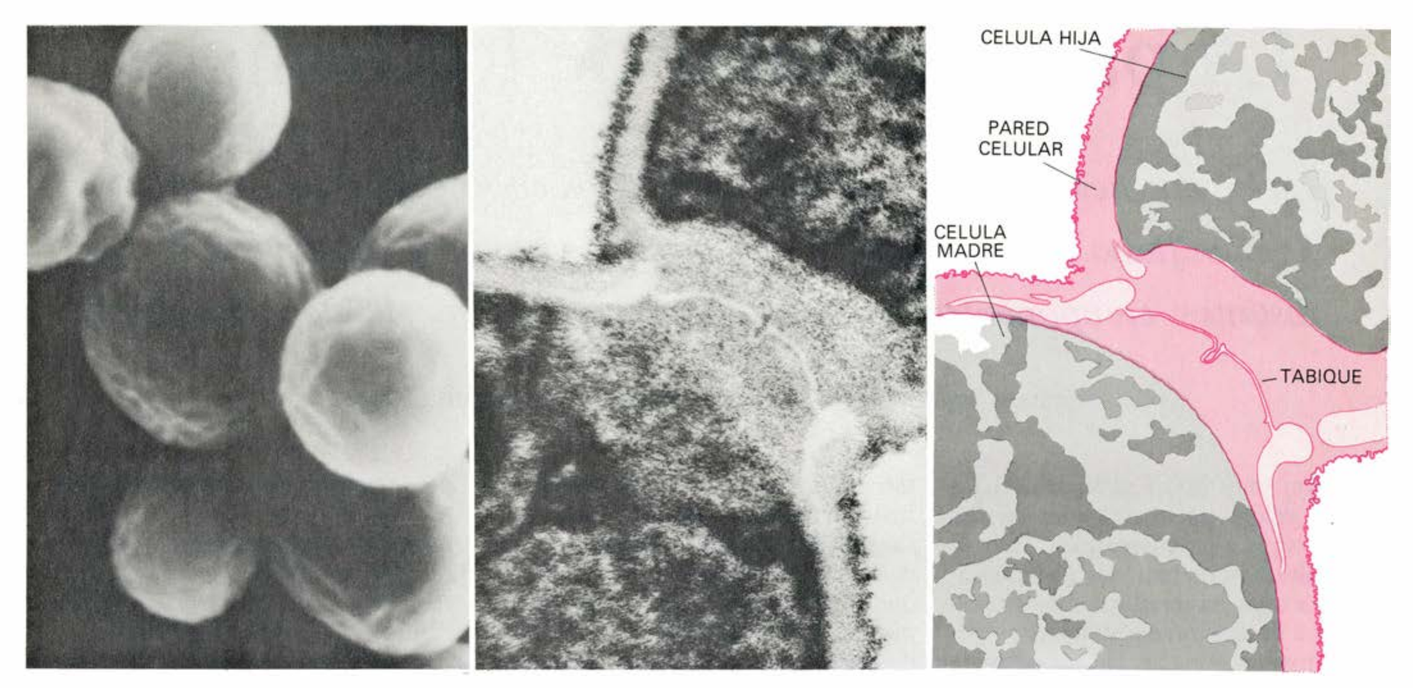
El estudio de la pared celular de estos organismos ofrece varios aspectos atractivos. En primer lugar, constituye un modelo para desentrañar la estructura de la pared celular en sí misma y los fenómenos de biosíntesis que en ella concurren, procesos que se suponen generales y aplicables a todas las células eucariotas dotadas de esa protección. En segundo lugar, la pared es la responsable de la forma que adquirirá un hongo, y conocer la composición de su estructura y síntesis permitirá averiguar la naturaleza de los fenómenos morfogenéticos y diferenciativos de estos organismos. Y, en tercer lugar, resulta de interés estudiar la pared celular de los hongos porque lo que distingue a éstos de los eucariotas que pueden parasitar es, justamente, la presencia o la composición de ese muro.

Hay una cuarta razón de importancia social. El considerable aumento de las infecciones fúngicas (micosis) en los hospitales débese, en gran parte, al uso indiscriminado de antibióticos para controlar las enfermedades bacterianas; esos fármacos suelen mostrarse inocuos para las células eucariotas, incluidas las del hombre, por supuesto, pero también las de los hongos. El análisis de la pared celular, el descubrimiento de su estructura y síntesis, servirá, pues, de fundamento para posteriores diseños de estrategias dirigidas a controlar las infecciones fúngicas.

Paso previo al estudio de la composición química de una estructura celular es el de su aislamiento y purificación. En los primeros trabajos realizados sobre la pared celular de los hongos se emplearon métodos químicos para su aislamiento. Estos métodos, que involucran tratamientos enérgicos con ácidos y álcalis, preservan exclusivamente los compuestos más resistentes a la hidrólisis. Por cuya razón las primeras investigaciones de valor sobre la composición química nos ofrecían una imagen distorsionada, y según la cual predominaban los componentes más resistentes a los drásticos métodos de extracción utilizados. Hoy, la visión de las cosas ha cambiado merced a mejores técnicas de preparación y análisis de las paredes.

Para aislar esas estructuras se acude ahora, de un modo preferente, a métodos mecánicos de ruptura celular. Se someten las células a un tratamiento de ultrasonidos, a la descomposición súbita por medio de prensas hidráulicas y, más usualmente, a rotura balística por agitación violenta de las células en presencia de pequeñas perlas de vidrio. La ruptura se efectúa, por lo común, en soluciones amortiguadoras (soluciones tampón) para evitar la precipitación de proteínas y, a bajas temperaturas, para evitar la coagulación de las mismas o la acción de enzimas hidrolíticos liberados de la célula durante el proceso. Una vez eliminadas por decantación las perlas de vidrio (si se han usado), se separan por centrifugación diferencial las paredes celulares. Estas constituyen las estructuras más pesadas de la célula y sedimentan, pues, a baja velocidad: entre 500 y 2000 veces la fuerza de la gravedad.

1. CORTE FINO DE UNA HIFA JOVEN de *Neurospora crassa*; pueden observarse, además de mitocondrias y otras estructuras celulares, zonas del retículo endoplasmático rugoso, donde se realiza la síntesis de las glicoproteínas de exportación, que serán transportadas luego por vesículas hasta la superficie celular. La microfotografía fue obtenida por Charles E. Bracker, de la Universidad de Pardue.



2. SUPERFICIE de *Saccharomyces cerevisiae*, la levadura del pan, vino y cerveza (*izquierda*). La microscopía electrónica de barrido nos informa sobre el aspecto de la superficie externa de la pared celular que, como puede observarse, presenta una serie de valles y crestas que dan a las células un aspecto rugoso característico. La microfotografía central corresponde a un corte fino de la misma levadura observado en un microscopio electrónico de transmisión. En esta microfotografía puede verse parcialmente la pared celular gruesa que envuelve a las células fúngicas y las protege frente a cambios osmóticos. Se aprecia, y se recoge en la ilustración de la derecha, el tabique que separa la célula hija (*superior derecha*) de la célula madre (*inferior izquierda*). El paso siguiente será la liberación de la célula hija por la lisis controlada del tabique transversal por la línea central más transparente a los electrones.

Ya las tenemos separadas. Para purificarlas, se someten a un lavado exhaustivo, proceso que suele realizarse en frío y con soluciones salinas que no arrastren ningún componente nativo. En ocasiones, y por necesidades específicas, se emplean detergentes, solventes de lípidos o tratamiento con enzimas que hidrolizan proteínas (proteolíticos). Métodos que solubilizan los distintos componentes de la pared celular de los hongos: lípidos, proteínas y otros. Por último, las paredes se lavan exhaustivamente con agua y se desecan, generalmente por liofilización, para evitar así la destrucción de compuestos lábiles.

Una vez purificadas, se procede al análisis de las paredes. Podemos distinguir tres tipos de análisis: en primer lugar, los que se rigen por métodos encaminados a determinar la composición elemental de la pared celular; en segundo lugar, las técnicas diseñadas para conocer las unidades fundamentales, los monómeros, que constituyen las sustancias complejas de la pared; y en tercer lugar, los procedimientos que habrán de examinar o extraer las distintas sustancias complejas.

Los métodos de análisis elemental tienen su aplicación más valiosa en la determinación del contenido de sales inorgánicas que hay en la pared. Se ha registrado la presencia de calcio, hierro, fosfatos y otras sales. Por medio de hidrólisis ácidas y alcalinas, de análisis subsiguientes con métodos específicos para azúcares, lípidos y proteínas, así como por separación cromatográfica en papel, columnas o en fase gaseosa, se ha llegado a la determinación de la composición general de las paredes. Finalmente, ciertos métodos físicos, entre los que citaremos la difracción de rayos X y la espectrofotometría en el infrarrojo, han permitido identificar polisacáridos complejos. Algunas proteínas pueden extraerse con solventes específicos y separarse por cromatografía. Un método que se ha revelado de gran valor para determinar la arquitectura de la pared celular ha sido el de la microscopía electrónica de paredes nativas o tratadas con solventes y con enzimas específicos.

¿Cuál es la composición química de la pared? En general, las paredes celulares de los hongos poseen glúcidos, proteínas, lípidos, pigmentos y sales minerales, en orden decreciente de abundancia. No hay ácidos nucleicos. Los azúcares o glúcidos constituyen, por sí solos, más del 80 por ciento del peso seco de la pared. El azúcar más abundante en las paredes celulares y el que encontramos en todos los grupos taxonómicos de hongos es la glucosa, seguida por la galactosa y la manosa, presentes también en la inmensa mayoría de las especies. En menor abundancia se hallan la galactosamina, el ácido glucurónico, la ramnosa y la xilosa, azúcares que restringen también su ámbito de distribución. Por último, los menos representados en los distintos grupos de hongos, y que además se registran en cantidades vestigiales, son la arabinosa, la fucosa y la ribosa.

Los azúcares se hallan asociados, en la pared, en forma de polisacáridos. Podemos distinguir tres tipos fundamentales: los formados por un solo tipo de azúcar (homopolisacáridos), como la celulosa, constituida por monómeros o unidades de glucosa; los formados por varios azúcares distintos (heteropolisacáridos); y, por último, los polisacáridos en los que los azúcares se hallan unidos a una proteína, que constituye una porción sustancial del producto (glicoproteínas). Los polisacáridos presentes en las paredes celulares de los hongos en forma mayoritaria son pocos, relativamente; citemos, entre ellos, diversos glucanos, la celulosa, la quitina, las manoproteínas, los poliurónidos, el quitosán y la poligalactosamina. Otros más se hallan en pequeñas cantidades o existen sólo en algunas especies. La composición química de la pared sirve hoy de indicador taxonómico, ya que confirma las ideas aceptadas sobre las relaciones filogenéticas entre hongos.

Las paredes celulares poseen también, lo hemos dicho, proteínas, al-

gunas de las cuales tienen actividad enzimática. Suele tratarse de enzimas hidrolíticos, cuya misión es la de degradar compuestos de peso molecular alto o mediano; dan, como producto de la acción enzimática, sustancias que pueden difundir hacia el interior de las células. Estas proteínas son glicoproteínas.

Las propiedades hidrofóbicas que distinguen a la pared celular resultan de su contenido en lípidos. Tal es el caso de varias esporas, que casi quedan impermeables en medio acuoso merced a la capa de grasas y ceras que las rodean. El análisis de los lípidos de la pared no ha demostrado niguna característica especial de los mismos. Existen grasas neutras, ácidos grasos y fosfolípidos, como en las membranas celulares, si bien son un componente minoritario de la pared.

En algunas especies, el contenido en sales minerales de su pared es bastante alto, dentro de una proporción característicamente baja. Hay paredes donde los cationes metálicos, divalentes sobre todo, se encuentran formando sales con otros compuestos orgánicos aniónicos. En otros casos son los aniones orgánicos (los fosfatos, por ejemplo) los que forman sales con sustancias orgánicas catiónicas. Aunque la mayoría de los hongos tienen su pared blanca, encontramos ejemplos que poseen un color que va del gris al negro, debido al pigmento que portan, del tipo de las melaninas normalmente.

Se ha dicho muchas veces que la estructura de la pared celular de un hongo parece la de otra levantada con cemento armado. En la construida por el hombre, las barras de acero confieren resistencia a las tensiones y el cemento soporta las presiones y mantiene articuladas las barras. De igual modo, la pared celular posee compuestos fibrilares y compuestos amorfos. Los primeros, formados por fibrillas como su nombre indica, son polisacáridos y actúan a modo de esqueleto rígido. Los compuestos amorfos constituyen el material cementante que permite la organización de la pared celular. Esa argamasa progénica forma un gel sumamente viscoso. Para hacerse una idea de esa viscosidad, considérese que una solución de agar-agar (polisacárido de algas japonesas) al 1 por ciento produce un gel sólido y, en otro orden, que los componentes cementantes constituyen entre un 50 y un 80 por ciento del peso seco de la pared.

Los polisacáridos fibrilares más importantes son: la quitina, presente en la mayoría de los hongos; la celulosa, restringida a los hongos de la clase Acrasiae y a la subclase Oomycetes; y los glucanos, en las levaduras. Existe, además, un pequeño grupo de transición (Hifoquitridiomicetos) cuyos miembros poseen quitina y celulosa. La diversidad de polímeros fibrilares de la pared celular está de acuerdo con la idea de un origen polifilético de los hongos, ya que hay miembros que poseen quitina, lo que les asocia con los animales, otros con celulosa, que los encuadra con las plantas y hongos que presentan ambos compuestos.

Los compuestos cementantes son polisacáridos distintos de los recién aludidos, proteínas y lípidos. Suelen concurrir en proporción mayoritaria, comparados con los fibrilares o estructurales. Se extraen o degradan fácilmente por la acción de temperaturas y presiones elevadas (autoclave), por álcalis y ácidos fuertes, a diferencia de los fibrilares. Ello explica que los componentes estructurales aparecieron, a los ojos de los microbiólogos, revestidos de una mayor importancia cuantitativa.

Es una experiencia usual ver que, después de extraer los materiales cementantes, la pared conserva aproximadamente la forma del organismo. Su observación al microscopio electrónico revela la presencia de una tupida malla de microfibrillas orientadas en todas direcciones. Esta malla, rodeada y mantenida en forma organizada por los compuestos cementantes, constituye una de las zonas más internas de la pared celular. Algunos componentes se hallan asociados por medio de uniones covalentes, aunque otros pueden encontrarse unidos por simple absorción o atrapamiento físico.

Si pensamos en la complejidad de la pared entenderemos fácilmente por qué costó tanto tiempo y esfuerzo el

FIBRILARES	AMORFOS
QUITINA	POLISACARIDOS: POLIURONIDOS, POLIGALACTOSAMINA, QUITOSANA, OTRAS GLUCANAS.
CELULOSA	PROTEINAS
GLUCANAS	LIPIDOS

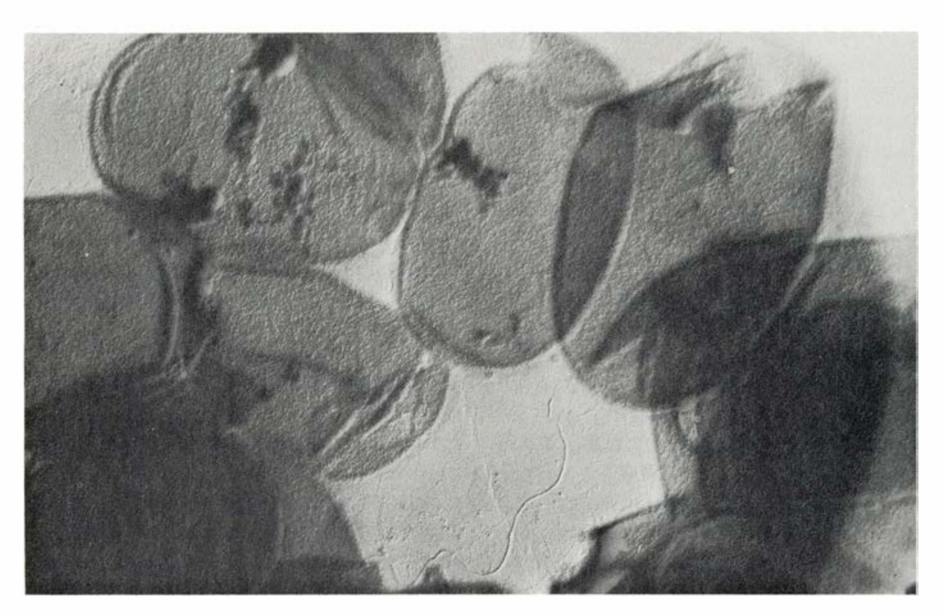
3. COMPUESTOS químicos que forman parte sistemáticamente de la pared celular de los hongos.

AZUCAR	ABUNDANCIA RELATIVA	GRUPOS TAXONOMICOS QUE LA POSEEN
GLUCOSA	+++++	TODOS
GALACTOSA	+++	11
GLUCOSAMINA	+++	10
MANOSA	++	11
GALACTOSAMINA	+	7
ACIDO GLUCURONICO	+	5
RAMNOSA	+	7
XILOSA	+	9
ARABINOSA	tr**	7
FUCOSA	tr	6
RIBOSA	tr	4

4. AZUCARES PRESENTES en la pared celular de los hongos en orden decreciente de abundancia. La muestra abarca 12 grupos taxonómicos. Los asteriscos señalan las trazas, *tr*; y las cruces su presencia.

POLISACARIDO	AZUCARES QUE LO FORMAN	UNIONES QUIMICAS
CELULOSA	GLUCOSA	1-4
GLUCANOS	GLUCOSA	1-3; 1-6
QUITINA	N-ACETIL GLUCOSAMINA	1-4
MANOPROTEINAS	MANOSA	1-6; 1-2; 1-3
POLIURONIDOS	ACIDO GLUCURONICO MANOSA, GALACTOSA	VARIADAS
QUITOSANA	GLUCOSAMINA	1-4
POLIGALACTOSAMINA	GALACTOSAMINA	—

5. PRINCIPALES POLISACARIDOS de la pared celular de los hongos. Mientras que la celulosa, glucanos y quitinas se encuentran en forma cristalina, el resto son amorfos y constituyen geles consistentes.



6. PAREDES CELULARES AISLADAS, obtenidas por ruptura balística de células con perlas de vidrio. Se distingue la superficie granular de las paredes y la zona destruida por el impacto de las perlas, que produjo la liberación del contenido citoplásmico. Este tipo de preparaciones son las que se utilizan en el estudio de la naturaleza de los componentes elementales, monómeros y macromoléculas, de las mismas.

estudio del mecanismo que da razón de su síntesis. Cada tipo de componente (polisacáridos, proteínas o lípidos) se sintetiza a través de un mecanismo distinto y en compartimentos diferentes de la célula. Síntesis de componentes que ha de realizarse dentro de un proceso global armónico y proporcional entre las partes.

Aunque son muchos los métodos empleados para investigar la síntesis de los distintos componentes de la pared, comparten la característica común de medir la incorporación de precursores radiactivos en los compuestos más complejos. Puede medirse también la aparición de actividades enzimáticas o de determinantes antigénicos. Se ha llegado a la conclusión general de que ninguno de los compuestos de la pared celular se sintetiza en esa estructura: todos proceden del interior de la célula. Lo que no resulta difícil de comprender si caemos en la cuenta de que los precursores son solubles, lo que faculta su difusión y pérdida al salir de la célula, o incapaces de cruzar la membrana que rodea a la célula (plasmalema).

Entenderemos mejor el proceso de síntesis si pasamos revista, uno a uno, a los mecanismos de formación de los distintos componentes: proteínas, polisacáridos cementantes y lípidos.

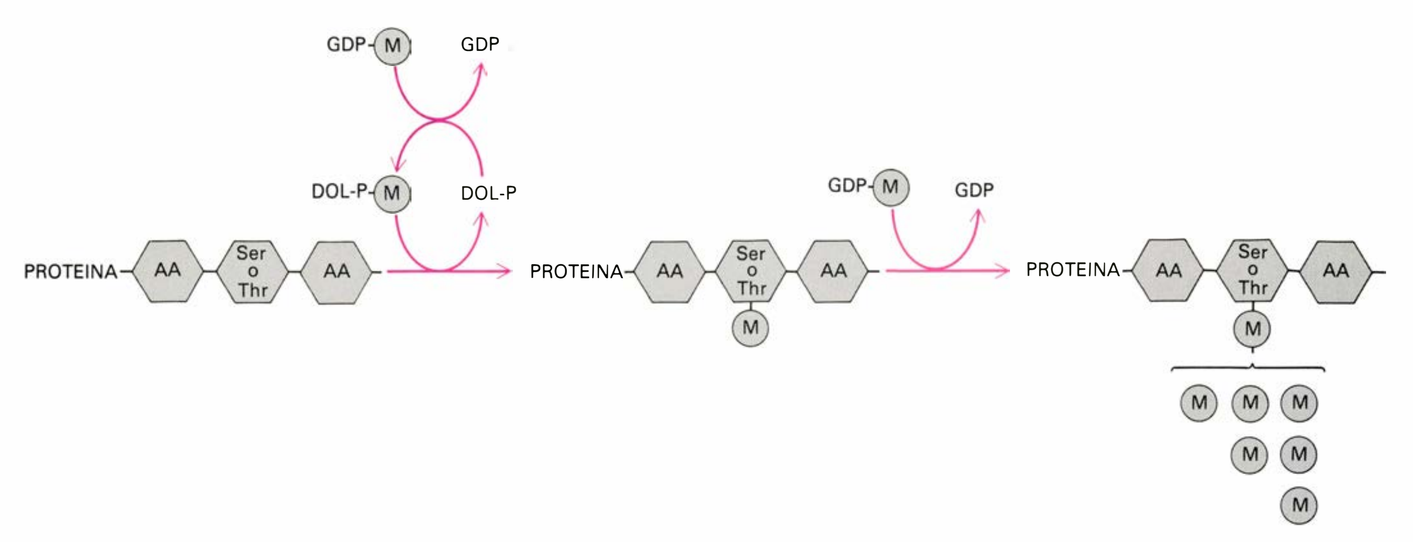
Empecemos por las glicoproteínas. La inmensa mayoría de las proteínas que la célula exporta tienen una parte glucídica, es decir, son glicoproteínas. Las proteínas de la pared no parecen romper la norma. De todas las identificadas en la pared celular, las más estudiadas han sido las manoproteínas de la pared celular de las levaduras. De éstas, hay algunas que cumplen una función enzimática; así, la invertasa, que hidroliza o rompe la sacarosa, la galactosidasa, que hace lo propio con la melibiosa, la fosfatasa ácida y otras. Las manoproteínas están constituidas por una parte proteica y otra glucídica; el azúcar en ésta lo constituyen unidades de manosa.

D. H. Northcote y uno de los autores (Sentandreu) fueron quienes primero abordaron el estudio de la estructura de las manoproteínas, en Cambridge. Más recientemente se ha ocupado de ella C. Ballou, de la Universidad de California en Berkeley, quien, sirviéndose de métodos químicos, genéticos e inmunológicos, ha llegado a dilucidar la estructura fina de este tipo de glicoproteínas. Se acepta hoy que las unidades de manosa se unen, por un lado, a los hidroxiaminoácidos treonina y serina –mediante unión O-glicosídica– y, por otro, al aminoácido asparragina –mediante un enlace de tipo N-glicosídico y, haciendo de puente, dos unidades de N-acetil glucosamina. En el caso de los hidroxiaminoácidos, las cadenas son cortas, ya que se encuentran formando oligosacáridos de hasta cinco unidades o monómeros de manosa; las cadenas unidas a asparragina son bastante más largas y complicadas con variadas ramificaciones. En estas cadenas se han detectado, a través de métodos genéticos, dos zonas distintas: el núcleo interno más próximo a la proteína y las cadenas laterales. Ambas zonas se sintetizan por mecanismos diferentes.

En efecto, el mecanismo de síntesis de las manoproteínas de levadura, analizado por técnicas dispares, se nos ofrece ya en un modelo generalizado, que arranca de las ideas de Blobel. El mecanismo de síntesis se inicia cuando el ARN mensajero de la glicoproteína abandona el núcleo celular para unirse a los ribosomas del citoplasma encargados de sintetizar la fracción proteica de la molécula. Al comenzar la traducción del mensaje genético (de ácido nucleico en proteína), y una vez que el polipéptido naciente adquiere una longitud de unos veinte aminoácidos (péptido señal), es reconocido por proteínas específicas (las riboforinas), del retículo endoplasmático; el ribosoma se une a la membrana del núcleo y ésta se transforma en retículo endoplasmático rugoso (RER). La síntesis del polipéptido prosigue de manera vectorial; el polipéptido atraviesa entonces la membrana del RER hacia el lumen del mismo, mientras se produce en la cara citoplasmática de las membranas la adición de aminoácidos a la cadena polipeptídica. A lo largo de ese proceso se glicosila el polipéptido naciente y, por último, cuando concluye la síntesis de la porción proteica de la glicoproteína, ésta se libera al lumen del RER.

Mientras está ocurriendo lo último, una proteasa, localizada probablemente en la misma membrana, corta el péptido señal en el extremo N-terminal de la proteína. La macromolécula sufre entonces un proceso de maduración, primero con la eliminación de algunas moléculas de azúcar para dar lugar al núcleo interno, y, luego, con el proceso de glicosilación, que produce la adición de los demás azúcares que componen las cadenas laterales. Durante este último proceso, la proteína se transporta a través de un sistema membranoso citoplasmático, que incluye el retículo endoplasmático liso (REL) y el aparato de Golgi, o su equivalente. Finalmente, las glicoproteínas se acumulan en vesículas de secreción que se descargan por fusión con el plasmalema en las zonas de crecimiento de la célula. Mediante este proceso de exocitosis, se secretan las glicoproteínas, quedando asociadas con los demás componentes de la pared celular.

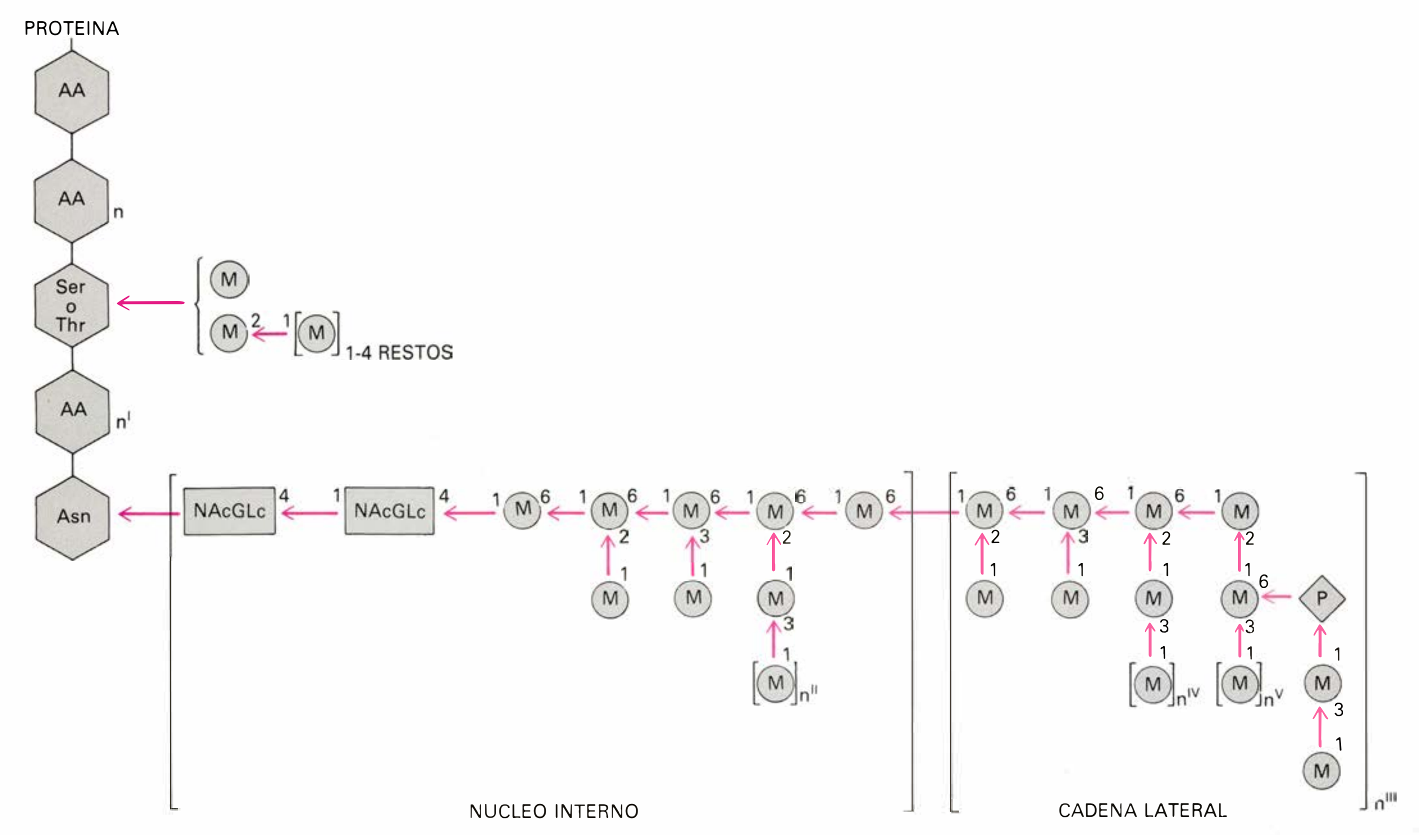
La glicosilación de las proteínas ocurre por un mecanismo que parece caracterizar a todas las células eucariotas; participan en él moléculas de azúcares activados en forma de nucleótidos y alcoholes isoprenoides de alto peso molecular, llamados dolicoles, que acarrean las moléculas de azúcar por los sistemas membranosos. El papel de ciertos al-



7. ENSAMBLAJE DE LOS ENLACES O-GLICOSILICOS, en un esquema del mecanismo de glicosilación de las manoproteínas. El proceso se inicia con la transferencia de una molécula de manosa (M) cedida por el guanosín difosfato de manosa (GDP-man) a una molécula de dolicol fosfato; en virtud de lo cual éste se convierte en dolicol difosfato de manosa (Dol-P-M), compuesto que transfiere el azúcar a un aminoácido hidroxilado (serina o treonina) de la cadena polipeptídica. El resto de la cadena se completa por la transferencia de nuevas moléculas de manosa a partir del guanosín difosfato de manosa.

coholes (bactoprenoles) en la síntesis del péptido glicano de la pared de las bacterias fue descubierto por Strominger; aunque los eucariotas no poseen bactoprenoles, se habían descrito en ellos compuestos químicamente semejantes, los denominados genéricamente dolicoles. La intervención de los dolicoles en la síntesis de manoproteínas de levadura fue descubierto, en forma simultánea en 1969, por uno de los autores (Sentandreu) y Lampen, en la Universidad de Rutgers, y por Tanner, en la Universidad de Munich.

El proceso de glicosilación de las proteínas se inicia cuando las cadenas polipeptídicas se están sintetizando por los ribosomas unidos a las membranas del RER, como pusimos de manifiesto en la Universidad de Salamanca. Los diferentes azúcares que forman el núcleo interno de la glicoproteína se unen al dolicol secuencialmente y de uno en uno; emplean como donadores los correspondientes dolicol-fosfato-azúcar, que se sintetizan a partir de los núcleos del azúcar. Luego, el núcleo se incor-

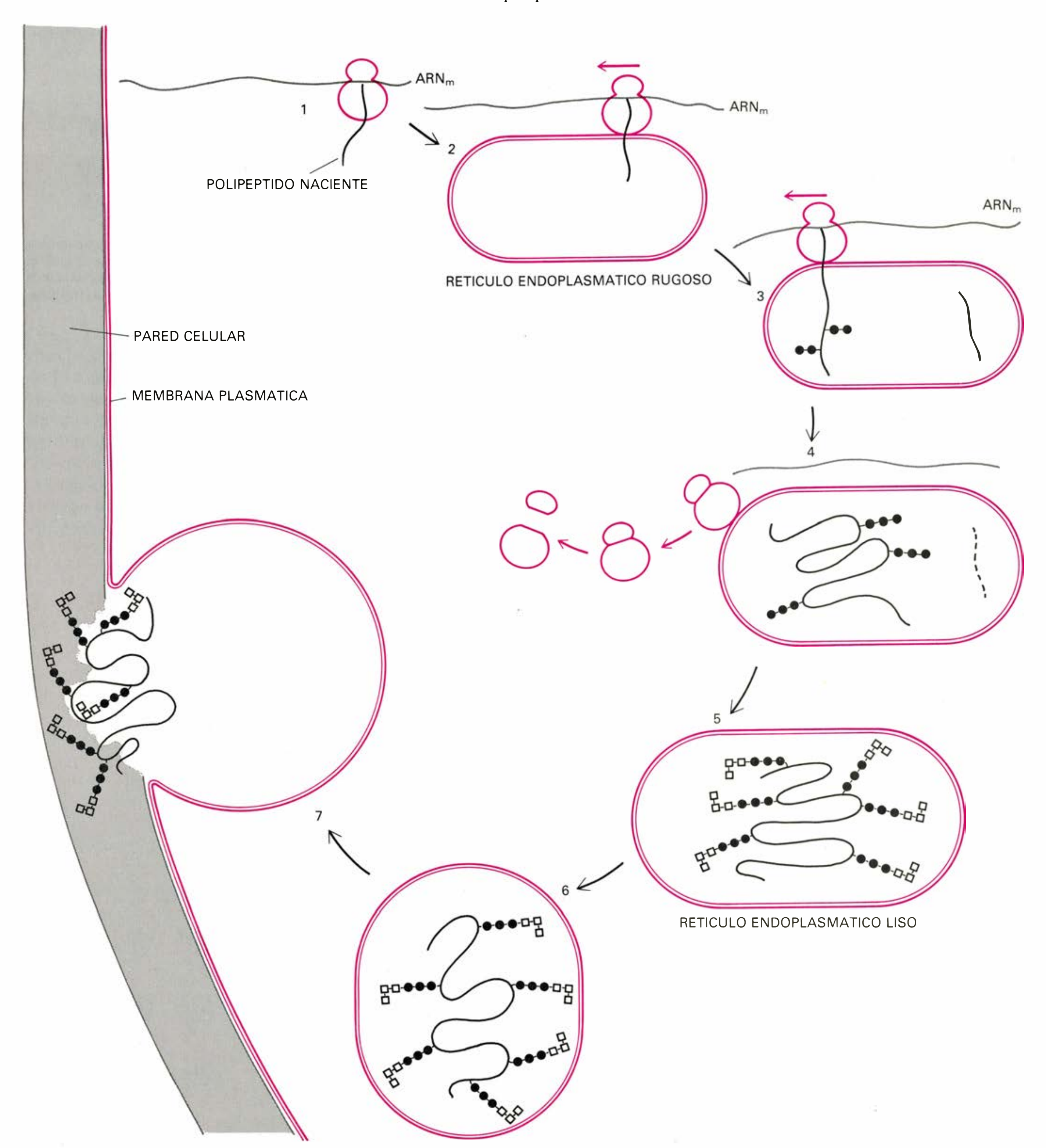


8. ESTRUCTURA GENERAL DE UNA MANOPROTEINA de *Saccharomyces cerevisiae*. Estas moléculas presentan dos tipos de uniones entre la proteína y la fracción glucídica. Uno de ellos conecta numerosos monosacáridos (M) y oligosacáridos $(M)_{1-4}$ al péptido por enlaces O-glicosílicos con los grupos hidroxilo de la serina y treonina. Otras uniones se realizan entre polímeros de manosa de pesos moleculares elevados y ramificados y el péptido, a través de enlaces N-glicosílicos entre N-acetilquitobiosa y la asparragina. La parte glucídica presenta estructuralmente dos zonas diferenciadas: un núcleo interno formado por N-acetilquitobiosa y unas 12 o 17 moléculas de manosa y una cadena lateral constituida por entre 50 y 150 moléculas de este último azúcar.

pora, en bloque, al polipéptido en crecimiento. Por eliminación de algunos azúcares se modifica ese núcleo inicial y, posteriormente, se adicionan los azúcares que constituyen las cadenas laterales.

Así como en la síntesis del núcleo interno de las glicoproteínas intervienen los dolicoles, la síntesis de la cadena lateral ocurre por la sola mediación de los azúcares nucleótidos. Cabe suponer que las modificaciones que sufre el núcleo interno inicial sean mecanismos de reconocimiento que permitan la transferencia de las glicoproteínas a lo largo de los diferentes componentes de los sistemas membranosos de la célula.

El proceso de formación de enlaces O-glicosídicos es mucho más sencillo que aquel otro en virtud del cual el dolicol-fosfato transfiere una molécula



9. SINTESIS Y SEGREGACION de glicoproteínas. Las glicoproteínas que formaran parte de la envoltura celular son codificadas por ARN mensajeros específicos. El polipéptido naciente (*1*) reconoce, gracias a una "secuencia señal", receptores específicos de la superficie del retículo endoplasmático liso, que se transforma en retículo endoplasmático rugoso (RER) (*2*). El péptido naciente continúa creciendo e introduciéndose en el lumen del RER, mediante el mecanismo denominado "translocación co-traduccional". Tanto la glicosilación inicial como la eliminación de la secuencia señal se realizan durante la translocación (*3*). Una vez que las proteínas totalmente sintetizadas se liberan al lumen RER, se produce su transporte a través del complejo de Golgi o equivalente (*4, 6*) y acontecen las glicosilaciones finales; por último, se liberan las glicoproteínas al espacio periplásmico, mediante la fusión, controlada por receptores y señales específicas, de las vesículas transportadoras con la membrana plasmática (*7*), produciéndose su incorporación en la pared celular.

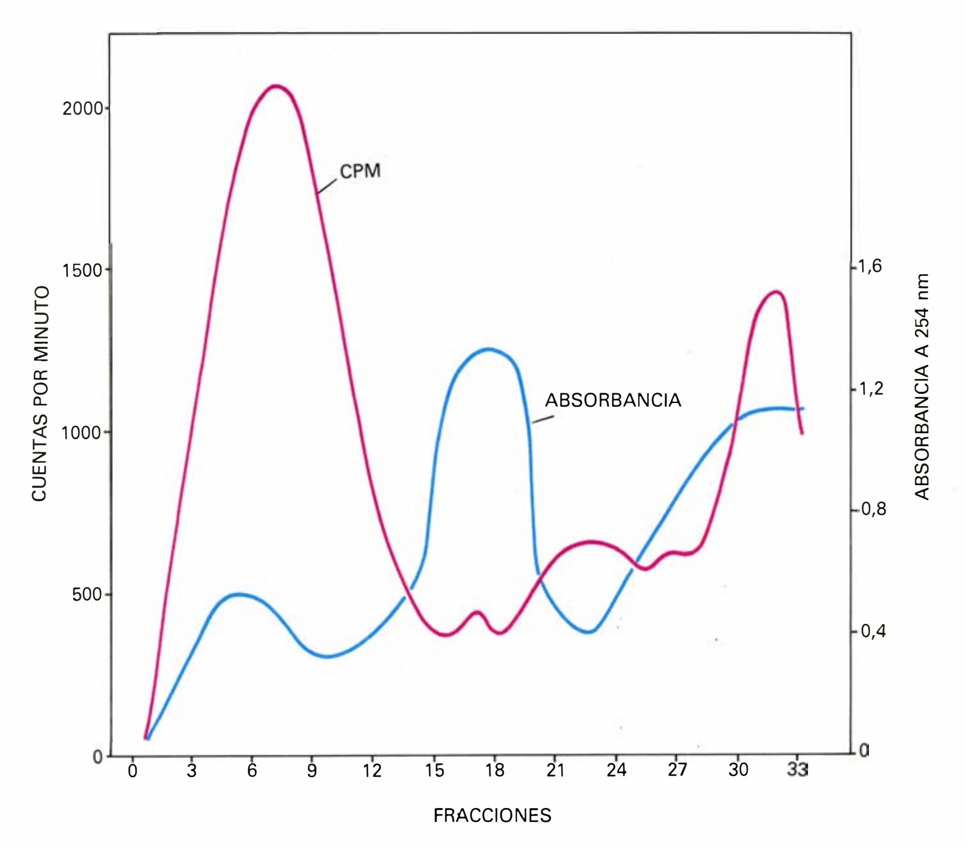
de manosa al aminoácido correspondiente; el resto de la cadena glucídica se completa a partir de guanosín difosfato de manosa.

La síntesis de otros polisacáridos amorfos está menos estudiada, aunque se ha sugerido que la mayoría poseen una porción proteica. Tal es el caso de los poliurónidos, polímeros dotados de una alta proporción de ácido glucurónico y que constituyen una parte importante de las paredes de los zigomicetos; se han sintetizado "in vitro" con fracciones microsomales de *Mucor rouxii*.

Veamos ahora la síntesis de los polisacáridos propiamente dichos. Decíamos que los principales azúcares de la pared fúngica eran la quitina, la celulosa y otros glucanos. Todos ellos se encuentran en la pared de las células en forma microfibrilar. Conviene destacar que la celulosa, que es el compuesto orgánico más abundante en la Tierra, no ha sido hasta ahora sintetizado en el tubo de ensayo. De ahí que conozcamos muy pocas cosas sobre su mecanismo de síntesis.

La quitina es el polisacárido fibrilar más abundante en los hongos y ocupa un segundo lugar en abundancia en la naturaleza. Sintetizada por primera vez por Glasen y Brown utilizando extractos libres de células de *Neurospora crassa*, no pudieron demostrar, en cambio, la estructura macromolecular del producto. Las microfibrillas de quitina fueron sintetizadas in vitro en 1975 por uno de los autores (Ruiz-Herrera) y Bartnicki-Garcia, de la Universidad de California en Riverside y las microfibrillas de glucano en 1976 por Wang y Bartnicki-García, de la Universidad de California en Riverside y las microfibrimuy simple: los azúcares en forma activada (como son los derivados de los nucleótidos correspondientes: UDP-NAcGlc para la quitina o UDP-Glc para los glucanos) transfieren las unidades de azúcar a un aceptor dando lugar a la formación de los polisacáridos correspondientes en reacciones catalizadas por enzimas específicos. Para la quitina se ha sugerido que un polipéptido o un lípido actúan de aceptores iniciales en la cadena. En el caso de los glucanos se desconoce la naturaleza química del aceptor, si es que existe. No intervienen, empero, componentes del tipo de los dolicoles, como ocurre en la síntesis de glicoproteínas.

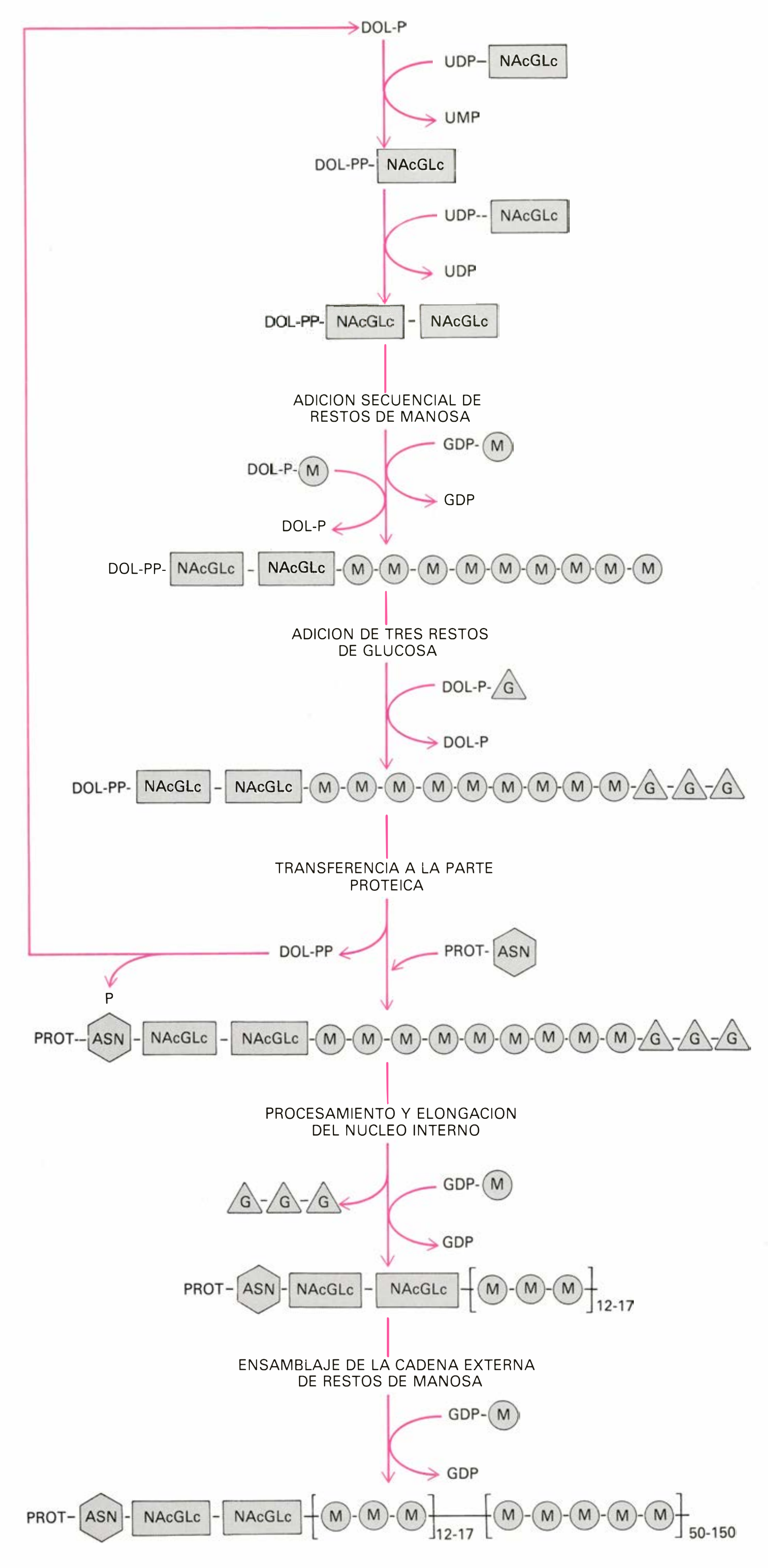
Las reacciones químicas correspondientes a la síntesis de quitina y glucanos están sujetas a varios mecanismos de regulación. Así, el enzima involucrado en la formación de quitina existe en forma inactiva (proenzima) y entra en acción en presencia de una proteasa, como fue demostrado inicialmente en levaduras por E. Cabib, del Instituto Nacional de Salud Pública norteamericano. Además, la actividad catalítica del enzima se encuentra regulada de un modo alostérico por el propio sustrato. La glucanosintetasa de las levaduras es activada por nucleósido-trifosfatos, como el GTP y el ATP, y por un factor endógeno termoestable, aún no identificado.



10. GLICOSILACION DE PROTEINAS a nivel de péptido naciente. Para demostrar que la glicosilación inicial de las glicoproteínas se realizaba a nivel de péptido naciente, es decir, a la par que la cadena polipeptídica, se marcó protoplastos en crecimiento con un pulso de manosa radiactiva. Los protoplastos se lisaron inmediatamente a causa del choque osmótico; una vez solubilizadas las membranas se obtuvieron los polisomas (fracción *3-9*) en un gradiente de concentración creciente de sacarosa. La radiactividad correspondiente a la manosa se encontró mayoritariamente en la fracción de polisomas, es decir, en los ribosomas que participan activamente en la síntesis de proteínas. También se encontró radiactividad en las fracciones correspondientes al citosol (fracción *28-33*): manosa soluble. Cuando los polisomas se trataron con puromicina, se produjo una pérdida significativa de radiactividad asociada a los polisomas, lo que revelaba que la manosa radiactiva formaba parte de los péptidos (datos no incorporados en la figura).

Un problema importante que se plantea al estudiar los mecanismos de síntesis de estos polisacáridos se relaciona con su naturaleza física. Tanto la quitina como los glucanos existen como largos polímeros insolubles formados por unas 200 unidades (glucanos) o 2000 unidades (quitina) de azúcar. Por ello, resulta difícil imaginar que se sinteticen dentro de la célula y sean empaquetados en vesículas para su exportación, tal como ocurre con las glicoproteínas. Por ese motivo, la mayoría de los investigadores se inclinan a pensar que los enzimas involucrados en su síntesis se hallan localizados en el plasmalema y operan por un mecanismo vectorial, en un proceso similar al observado en la síntesis de las cadenas polipéptidas de las glicoproteínas. Los azúcares activados donarían así sus grupos glicosilo en el interior y los polisacáridos se extruirían o sacarían fuera. Conviene recordar otra posibilidad alternativa: que las cadenas de los polisacáridos se encuentren ya sintetizadas pero sin cristalizar en forma de "soluciones" sobresaturadas dentro de vesículas y que la cristalización ocurra al fusionarse las vesículas con el plasmalema y producirse su liberación al medio externo.

Debe suponerse que, por tratarse de proteínas de membrana, los enzimas sintetizantes de glucano o de quitina se forman en el RER a través de un mecanismo semejante al que origina las glicoproteínas de exportación; pero no se liberan al lumen del RER, sino que permanecen unidas a la membrana de las futuras vesículas. Podemos anticipar

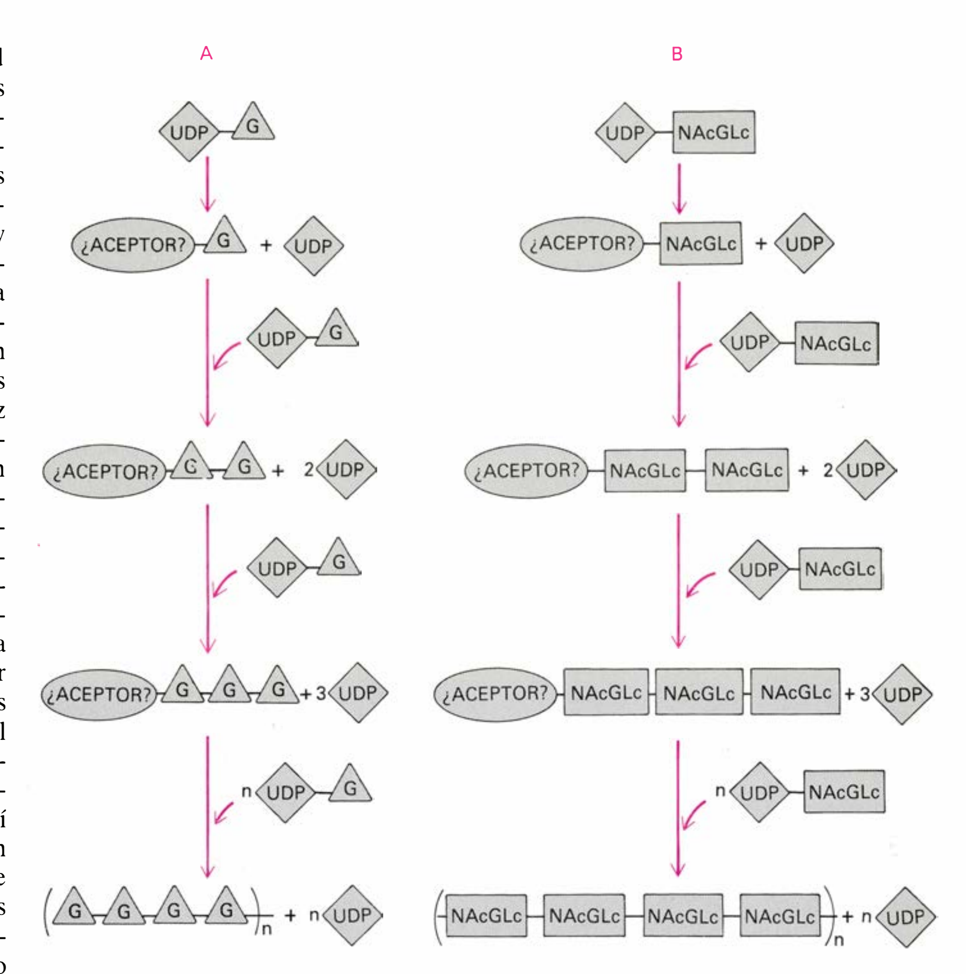


que la mayoría de dichos enzimas deben encontrarse localizados intracelularmente durante su síntesis y tránsito a la membrana plasmática. Además, el enzima activo que se halla en el plasmalema tiene que poseer una vida media muy corta, que garantice el crecimiento celular localizado. Localización que hemos demostrado recientemente por medio de autorradiografía de células hechas permeables al sustrato de la quitina sintetasa por un breve tratamiento con tolueno. Las estructuras en que se halla localizada la quitina sintetasa en el citoplasma de los hongos fueron aisladas hace poco, y en colaboración con los grupos de uno de nosotros (Ruiz-Herrera) en México, Bartnicki-García en Riverside y C. Bracker en la Universidad de Purdue. Dichas estructuras son microvesículas de un tamaño bastante uniforme (entre 40-70 nanómetros, o sea, millonésimas de milímetro) de una densidad constante y con una morfología característica. Las microvesículas, bautizadas "quitosomas", forman microfibrillas de quitina "in vitro" cuando se activan con una proteasa y se incuban con UDP-NAcGlc. Conocida ya la formación de los distintos componentes, ¿cómo armonizarlos en la estructura de la pared celular? ¿Qué relación guardan con el crecimiento y la diferenciación de la misma? La morfología de un hongo está dictada por la forma de su pared celular; pero ésta depende de la operación espacial (vectorial) de los enzimas que participan en su síntesis. De ahí que la formación de la pared se haya utilizado como medio para conocer los mecanismos que orientan el crecimiento de los hongos, en particular, y como modelo para el estudio de la diferenciación celular, en general.

La complejidad estructural y la inte-

11. ENSAMBLAJE de los enlaces N-glicosílicos, en este esquema del mecanismo de glicosilación de las manoproteínas. El proceso en cuestión arranca con la transferencia de una molécula de N-acetilglucosamina, procedente de la uridín-difosfato de N-actilglucosamina, a dolicol fosfato (Dol-P); éste, a su vez, y por el mismo mecanismo, acepta otra molécula de N-acetilglucosamina, transformándose en dolicol-pirofosfato N-acetilquitobiosa (DOL-PP-NAcGlc-NAcGlc). El último compuesto acepta ahora nueve moléculas de manosa a partir de guanosín difosfato de manosa y tres de glucosa, procedentes de la uridín difosfato de glucosa. El oligosacárido unido al dolicol pirofosfato se transfiere en bloque a una molécula de asparragina de la proteína. Después de una serie de reacciones de maduración que implican la eliminación de las moléculas de glucosa y que incluso pueden interesar alguna molécula de manosa, se procede al ensamblaje de la cadena externa, utilizando a ese fin, por molécula donante de los restos manosídicos, el guanosín difosfato de manosa.

gridad mecánica y funcional de la pared durante la vida celular exigen que los últimos pasos en la formación de la misma ocurran extracelularmente, "in situ". No sabemos todavía de enzimas capaces de formar enlaces cruzados entre las subunidades de los polímeros y sus agregados y dar así origen a estructuras supramoleculares (pared con una composición química y morfológica definida). Probablemente se producen procesos de autoensamblaje de las subunidades de las microfibrillas a raíz de las interacciones de tipo físico-químico. Sería interesante reproducir, con los componentes de las paredes, los fenómenos de autoensamblaje y disociación tal como se realizan con ribosomas, virus, flagelos y otros. Hasta la fecha nadie ha conseguido reproducir estos procesos con la pared celular, ya que los polímeros sólo se disocian por degradación parcial de alguno de sus componentes. Pero sí cabe estudiar el fenómeno de ensamblaje de estos componentes en células desprovistas de pared celular. Los protoplastos, como así se denominan estas células, se obtienen por eliminación de la pared mediante enzimas que hidrolizan los polímeros microfibrilares en condiciones osmóticas determinadas, para evitar la lisis o muerte de la célula. En tales condiciones, al faltarles el soporte de los estructurales, los polímeros cementantes se liberan al medio, en paralelo con la formación de protoplastos que adquieren la forma esférica. El profesor J. R. Villanueva y la doctora I. García Acha, de la Universidad de Salamanca, fueron primeros en el uso de los protoplastos como herramienta de investigación.



12. SINTESIS DE GLUCANOS Y QUITINA. La síntesis de los primeros (*A*) y la quitina (*B*) se inicia con la transferencia de los azúcares glucosa y N-acetilglucosamina, a partir de sus formas activadas (UDP-glucosa y UDP-N-acetilglucosamina), a aceptores desconocidos; esa donación origina la formación de glucanos y quitina. Se liberan tantas moléculas de uridín difosfato cuantos azúcares incorporados.

En condiciones de cultivo adecuadas, los protoplastos sintetizan todos los componentes de la pared celular, que inicialmente se liberan al medio en forma soluble. Al propio tiempo se produce la red microfibrilar de los polímeros estructurales, red que poco a poco va estrechando su malla. Cuando los poros son lo suficientemente pequeños se impide la difusión de los componentes cementantes. El aumento de la concentración de los distintos polímeros en este momento facilita el mutuo contacto y el establecimiento de uniones que conducen, en última instancia, a la regeneración de una pared celular nueva. La pared sintetizada es en un comienzo isodiamétrica, vale decir, independiente de la forma celular de la que se obtuvo el protoplasto (levadura o hifa). Las células revertidas adoptan las características morfológicas originales después de varias generaciones. Por tanto, en condiciones normales los protoplastos forman cadenas de estructuras redondeadas y, a veces, tubos aberrantes.

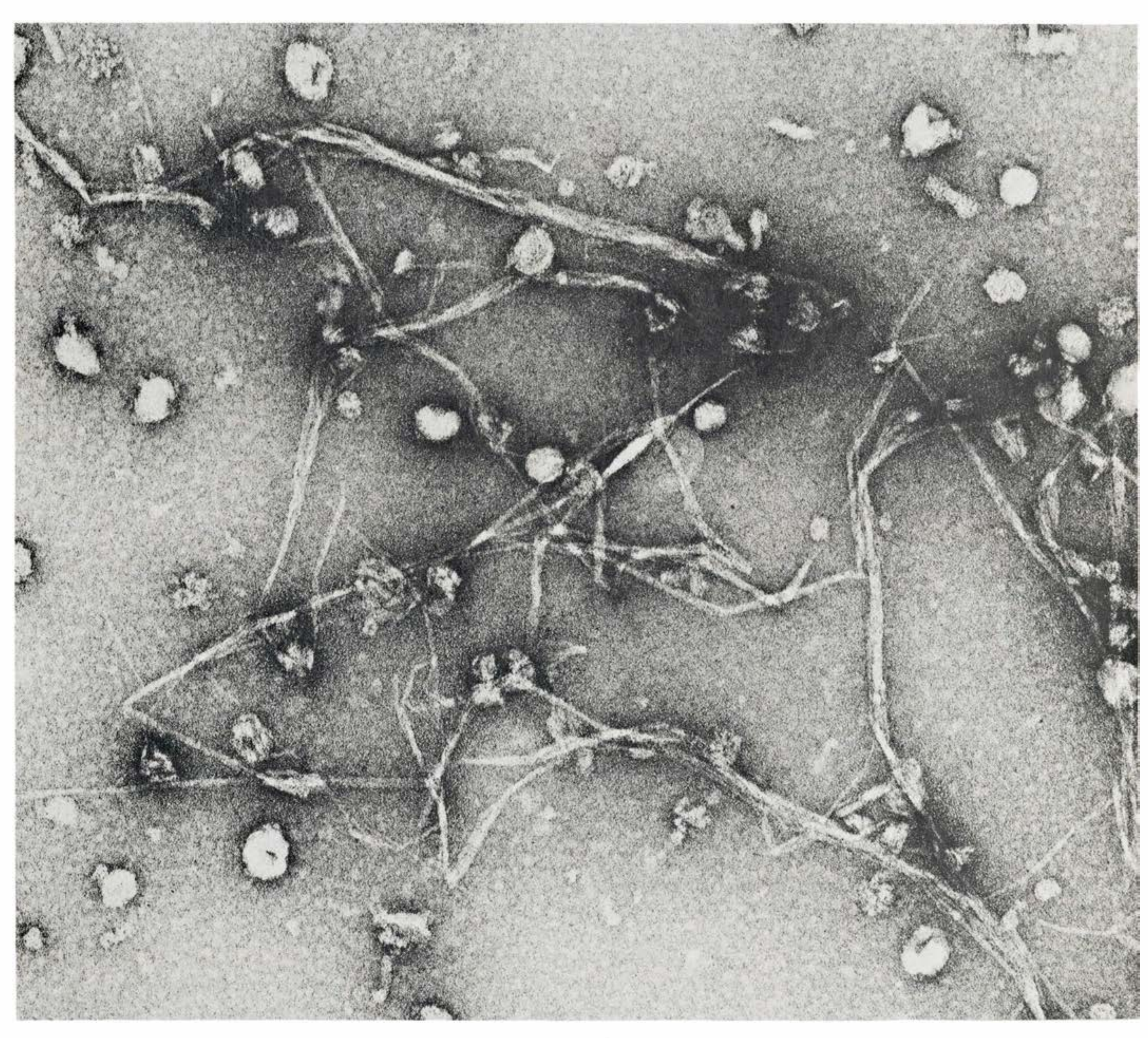
Se desconoce el mecanismo molecular responsable del ensamblaje de las microfibrillas entre sí y de éstas con los componentes cementantes. Sin embargo, algo hemos avanzado en nuestro laboratorio de Valencia, obteniendo resultados alentadores con marcadores fluorescentes de los polímeros de la pared. El uso del calcofluor, un abrillantador utilizado frecuentemente en los detergentes industriales y que se une a polímeros cristalinos del tipo de la quitina, ha permitido visualizar lo que creemos constituye la fase inicial de regeneración de los protoplastos. Como puede verse en la fotografía de la figura 14, un protoplasto en regeneración parece una figura poliédrica de cuyos vértices arrancaran las microfibrillas. La interacción entre éstas, probablemente mediante puentes de hidrógeno, resulta en la formación del esqueleto de la nueva pared celular. Este mecanismo justifica, además, que los protoplastos que regeneran lo hagan fundamentalmente como estructuras redondeadas.

Este mecanismo de regeneración de las paredes por los protoplastos es aplicable también, en principio, a las células, aunque en este caso las moléculas nacientes se van añadiendo sobre los constituyentes de la pared que actúan de modelo y ordenan la posición de los nuevos polímeros. En las células y en los protoplastos la síntesis de los polímeros estructurales no depende de la síntesis de proteína. Ello sugiere que los sistemas enzimáticos responsables de la formación de los polímeros que forman el esqueleto de la pared son constitutivos, es decir, independientes de las condiciones de cultivo y, además, muy estables. Estas dos características garantizan la supervivencia de las células fúngicas, ya que permiten la síntesis de la pared de un modo continuo, en condiciones de extrema penuria incluso.

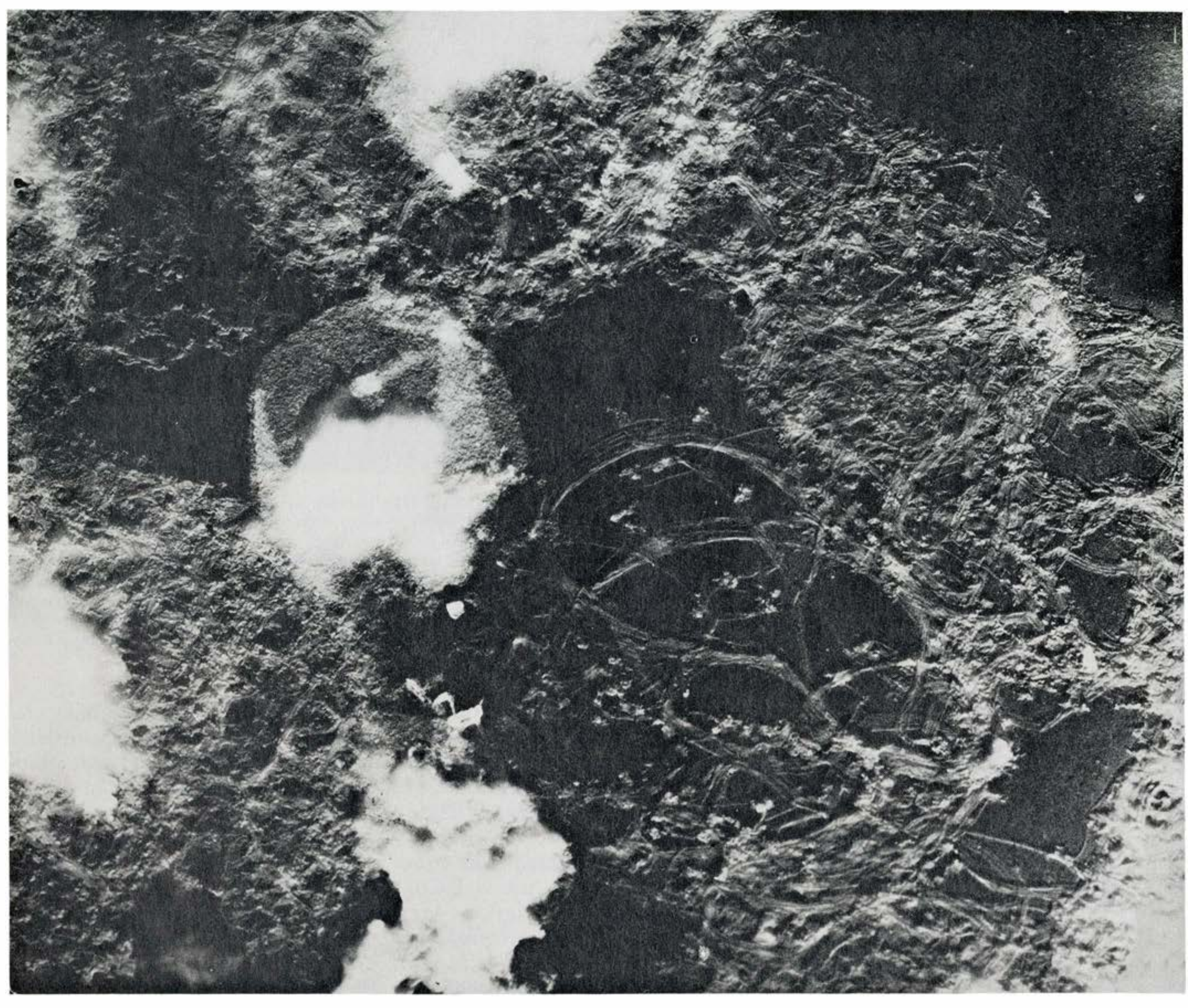
Los hongos miceliales crecen apicalmente, dato que se descubrió siguiendo la evolución de marcas de tinta china o granos de almidón en la superficie del

esporangióforo de *Phycomyces*. Bartnicki-García, en Riverside, y Gooday, en Aberdeen, emplearon más tarde pulsos de precursores radiactivos de la pared celular para demostrar que la quitina se depositaba en la región apical del micelio. Recientemente, uno de nosotros (Ruíz-Herrera) ha encontrado que la quitina sintetasa se acumula en forma de quitosomas en la región apical del esporangióforo de *Phycomyces*. Si a estos resultados añadimos el hecho de que el crecimiento levaduriforme del hongo *M. rouxii* se debía a la deposición isodiamétrica de la quitina en toda la superficie de la levadura, sabremos por qué la orientación de la disposición de los materiales que constituyen la pared celular de los hongos marca la polarización (o falta de ella) de su crecimiento. Datos que, además, indican una necesaria existencia de mecanismos debidamente coordinados en el tiempo y en el espacio que permitan la activación de los enzimas involucrados en la síntesis de los polímeros de la pared celular, así como su descarga preferencial en los sitios de crecimiento del hongo. Para los polisacáridos amorfos (manano), dicha predicción ha recibido confirmación experimental reciente por parte de Schekman en Berkeley. Los sitios de descarga de vesículas que contienen manoproteínas corresponden a los sitios de crecimiento de la pared celular. El alargamiento de una hifa de un hongo filamentoso se realiza mediante la incorporación a la pared de la misma del material recientemente sintetizado, transportado a través de diversos tipos de vesículas. Estas vesículas, al fusionarse con la membrana plasmática del ápice de las hifas, facilitan la incorporación del material a la estructura preexistente. Nuestro grupo de Valencia ha demostrado, asimismo, que la alteración de los mecanismos de polarización requiere de la síntesis continua de proteínas, lo que implica que sea un mecanismo dinámico.

Para explicar el mecanismo de crecimiento apical se ha comparado el extremo de una hifa con medio elipsoide de revolución (lo que sólo es parcialmente cierto). Por un razonamiento matemático se ha calculado que, si la velocidad de crecimiento de la pared celular es una función directa de la cotangente del ángulo, se generaría un ci-



13. MICROFIBRILLAS DE QUITINA, producidas por quitosomas de *Mucor rouxii*. Tales microfibrillas pueden formarse "in vitro" a partir de preparaciones de quitina sintetasa aislada de la forma levaduriforme del hongo *Mucor rouxii*. Las fibrillas se forman de partículas menores de 100 nanómetros de diámetro. Estas partículas, que se han denominado quitosomas, contienen un complejo de quitina sintetasa capaz de formar una microfibrilla.



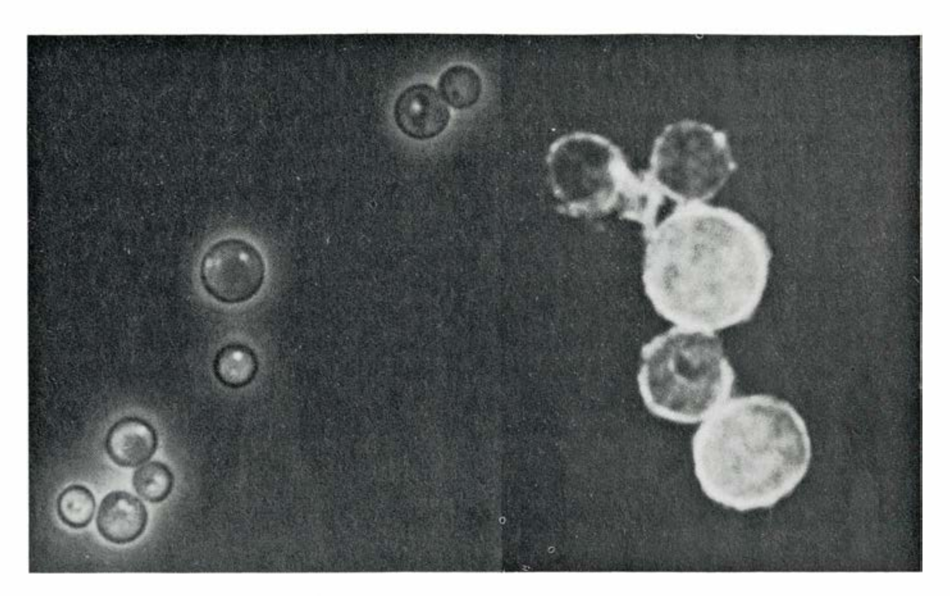
14. HACES DE FIBRAS correspondientes a polímeros estructurales, formados sobre la superficie de los protoplastos en regeneración. Esta microfotografía fue obtenida por la técnica de tinción negativa al microscopio electrónico y en ella aparecen haces cristalinos en diverso grado de consolidación. Las fibrillas, cuyo grosor es de unos 250 angstrom, se empaquetan en haces de 5 o 6, originando estructuras que recuerdan tubos o envuelven a los protoplastos.

lindro a partir del medio elipsoide. Esto implica que debe existir un mecanismo que garantice que el crecimiento sea máximo en la punta del ápice y disminuya conforme se aproxime a la base de la hemisfera. Este mecanismo podría ser la descarga y activación (proteolítica) de los quitosomas en la punta de la hifa. Una vez que los quitosomas se fusionan con el plasmalema y descargan las microfibrillas de quitina, se inactivarían asegurando el crecimiento apical. En el caso de una célula aislada y esférica, ésta crecería en toda su superficie porque los quitosomas se descargarían por ella entera. Un mecanismo semejante podría aplicarse a los glucanos, si suponemos que el enzima responsable de su síntesis se descarga en forma de vesículas que serían activadas en el momento oportuno.

¿Cuál es el mecanismo que permite la orientación vectorial de las diferentes vesículas hacia los sitios de crecimiento celular? No se conoce nada al respecto, aunque se ha supuesto que el citoesqueleto (microtúbulos y microfilamentos) podría intervenir de una forma destacada en la orientación de las vesículas. También se ha supuesto que el establecimiento de un campo eléctrico originado por una movilización iónica en el ápice podría agitar a las vesículas por electroforesis. Por último, también se ha sugerido que las corrientes citoplásmicas intervendrían en la orientación de las vesículas.

Otro factor cuya importancia en el crecimiento de los hongos se ha destacado es el de los enzimas autolíticos, encargados de romper los polisacáridos estructurales de la pared. Y se ha argumentado su implicación con el siguiente razonamiento: si la pared es rígida, no podría ensancharse; por tanto, se supone que una síntesis continua debe ir acompañada de una hidrólisis continua controlada. El crecimiento del hongo se contempla así a modo de agregación de cuantos de pared. La ruptura hidrolítica de unos pocos enlaces permite una síntesis concomitante, a la que seguirá una nueva hidrólisis, y así sucesivamente. Cualquier factor que altere alguno de estos fenómenos rompería el equilibrio y originaría la lisis del ápice o su rigidez, lo que conduciría a una inhibición del crecimiento.

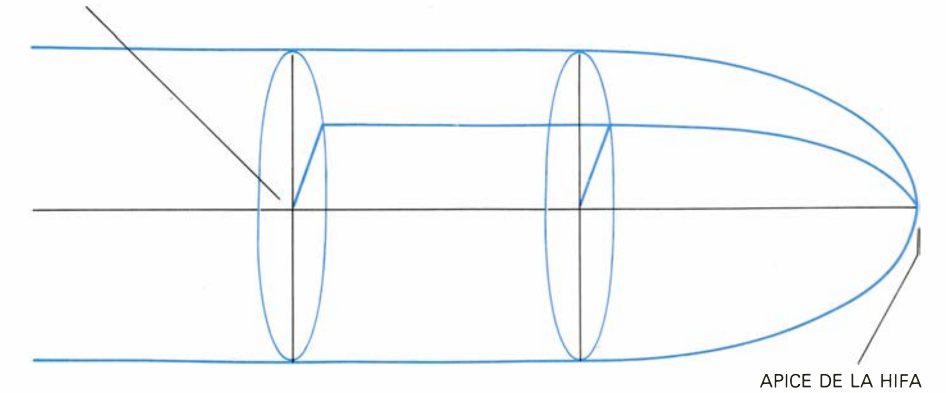
Aunque los microtúbulos y los microfilamentos, la concentración iónica y la corriente citoplasmática pueden ser los responsables físicos del transporte orientado y deposición vectorial de los materiales de la pared, nada concreto sabemos sobre los mecanismos molecu-



15. PROTOPLASTOS DEL HONGO SAPROFITO, *Candida albicans*, causante de micosis humanas. Han perdido su morfología oval típica al eliminar su pared (*izquierda*); no "toman" calcofluor debido a que, en su superficie, no existen los polímeros de la pared celular (quitina). Sin embargo, después de un período de incubación en condiciones nutricionales y osmóticas adecuadas inician la secreción de todos los polímeros de la pared. Como puede verse en la microfotografía de la derecha, en las etapas iniciales del cultivo en presencia de calcofluor se produce la formación de zonas fluorescentes (quitina) que recuerdan los vértices de un poliedro, zonas que se van ampliando hasta recubrir totalmente la superficie celular. Esta microfotografía se obtuvo en un microscopio Zeiss III iluminado con luz ultravioleta.

lares responsables de su funcionamiento y cambios de orientación. Recientemente, Sloat y colaboradores, de la Universidad de Michigan, han abordado el propio proceso de secreción desde un punto de vista genético. En su opinión, la secreción orientada viene controlada por un producto génico desconocido (una proteína o varias).

Como conclusión, afirmaríamos que el cambio en los patrones de secreción y, por tanto, el cambio morfogenético pudiera deberse a una o varias proteínas responsables del transporte orientado de las vesículas (hacia el ápice de las células de las formas miceliales e isodiamétrica en las formas levaduriformes), que contienen la maquinaria y polímeros de la pared celular. En los hongos dimórficos (aquellos que presentan un crecimiento micelial o levaduriforme), un cambio en las condiciones de crecimiento (piénsese que el aumento de la presión parcial de dióxido de carbono en anaerobiosis en *Mucor rouxii* hace que la forma micelial del hongo inicie un crecimiento en forma de levadura) produciría modificaciones en la concentración de esas proteínas o la aparición de otras; ello llevaría a un cambio en la polaridad de los componentes de la pared y produciría los cambios morfogenéticos correspondientes. Estas proteínas pueden actuar de señales y receptores entre vesículas de secreción y la membrana plasmática, a fin de facilitar la identificación de las membranas con las que deben fusionarse.



16. APICE DE HIFA, representado en un modelo idealizado. La medida de las zonas de extensión de diversas hifas fue realizada por Trinci y Saunders. Se demostró que el comportamiento de las hifas se asemejaba a medios elipsoides de revolución; resultados que sugieren que la velocidad específica del área de expansión se mantiene proporcional a la cotangente del ángulo que forma con el eje de la hifa.

Temas metamágicos

Las "presunciones tácitas" y sus efectos sobre el pensamiento y el estilo literario

Douglas R. Hofstadter

Padre e hijo iban en coche a un partido de fútbol. Al cruzar un paso a nivel se les caló el motor. Se oyó el distante silbido de un tren. El padre intentó frenéticamente poner de nuevo en marcha el auto pero, atolondrado por el terror, no lo consiguió. El tren, lanzado a gran velocidad, alcanzó al automóvil. Una ambulancia, llamada a toda prisa, les recogió. De camino al hospital el padre murió. El hijo llegó vivo, aunque en estado crítico, y requería intervención quirúrgica inmediata; se le condujo sin demora al quirófano de urgencias. El cirujano de guardia esperaba encontrarse con otro caso de rutina, pero al ver al muchacho empalideció y con voz cortada gimió: "No puedo intervenirle. ¡Es mi hijo!"

¿Qué sacamos en claro de toda esta lamentable historia? ¿Cómo puede ser cierta? ¿Se habrá equivocado el cirujano? ¿Miente, tal vez? No. ¿Se habría reencarnado el alma del padre recién fallecido en el cuerpo del cirujano? No. ¿Será, pues, que el cirujano era el padre verdadero del chaval, mientras el muerto era sólo el padre putativo? No. ¿Cuál es, entonces, la explicación? Piénselo hasta descubrirlo por sí mismo –¡Insisto en ello!–. Cuando haya atinado estará usted seguro de haber acertado, no se preocupe.

La primera vez que me propusieron este acertijo, hace algunos años ya, tardé alrededor de un minuto en dar con la solución. Empero, quedé avergonzado de mi tardanza. Me preocupó también la tardanza media de las personas del grupo con quienes me encontraba, personas de ambos sexos, todas ellas cultas e inteligentes. No fui yo ni el más rápido ni el más lento. Un par de ellas, al cabo de cinco minutos de devanarse los sesos no habían atinado todavía con la solución. Y cuando al fin dieron con ella no alzaron orgullosos la cabeza, sino todo lo contrario.

Tanto si damos inmediatamente con la solución como si nos lleva un rato, todos tenemos algo que aprender de este acertijo, pues nos revela algo profundo acerca de cómo las "presunciones tácitas" calan en nuestras representaciones mentales y encarrilan nuestro pensamiento. Una presunción tácita sería lo que ocurriría en el modelo "más sencillo", o "más natural", o "más plausible" de cualquier situación que se esté considerando. En este caso, la presunción tácita es que "cirujano" implica "varón". Siendo hoy en nuestra sociedad las cosas como son, tal es sin duda la hipótesis más plausible. Pero el aspecto crítico de las presunciones tácitas (que esta historieta pone bien de manifiesto) es que se hacen de modo automático, y no como resultado de examinar y eliminar otras. No nos planteamos explícitamente la cuestión; no nos preguntamos: ¿Cuál será el sexo que más verosímilmente debe suponérsele al cirujano? Por el contrario, dejamos que nuestra experiencia pasada haga por nosotros tal trabajo. Las presunciones tácitas son, por propia naturaleza, hipótesis implícitas. No teníamos conciencia de haber formulado ninguna hipótesis relativa al sexo del cirujano, porque de tenerla no habría acertijo que resolver.

Por lo común, las presunciones tácitas son de la máxima utilidad. Más todavía, son indispensables para que nosotros –o una máquina cognitiva cualquiera– pueda desenvolverse en este complejo mundo. En una palabra, no podemos permitirnos estar distrayéndonos continuamente por todos los tipos de excepciones inverosímiles –aunque teóricamente posibles– a reglas generales o modelos que hemos construido por inducción fundándonos en muchas experiencias pasadas. Tenemos que hacer lo que podríamos llamar conjeturas perspicaces, y la verdad es que lo hacemos constantemente, y con gran habilidad. Nuestro pensamiento mismo está empapado de tales conjeturas –por la presunción de "normalidad". Tal estrategia parece funcionar notablemente bien. Por ejemplo, suponemos que las tiendas que flanquean las calles principales no son pura fachada de cartón, y lo suponemos así por buenas razones. Seguramente no le preocupe a usted la posibilidad de que la silla o la butaca en que me está leyendo se venga abajo súbitamente. Es probable que la última vez que usó usted un salero no se parase a pensar que pudiera estar lleno de azúcar. Sin mucho esfuerzo podría usted citar docenas de otras presunciones que está haciendo en este mismo momento, todas las cuales son *probablemente* ciertas, pero no *inexorablemente*.

Esta capacidad nuestra para prescindir de lo altamente improbable –sin detenermos a considerar siquiera si debemos o no dejarlo de lado– forma parte de nuestra herencia evolutiva, como resultado de la necesidad de evaluar situaciones con precisión y rapidez. Es una cualidad maravillosa y sutil de nuestros procesos mentales. De cuando en cuando, empero, esta maravillosa cualidad nos despista. Caso típico son las presunciones tácitas de carácter sexista.

Cuando escribí mi libro *Gödel, Escher, Bach: An Eternal Golden Braid*, me serví con frecuencia de la forma dialogal, que me resulta muy grata. Tan inspirado me sentí por uno de los diálogos de Lewis Carroll, "Lo que la Tortuga dijo a Aquiles", que decidí tomar prestados sus dos personajes. Al cabo de cierto tiempo los convertí en personajes míos propios. Conforme fui avanzando me encontré llevado de forma natural a introducir algunos otros personajes de mi caletre. El primero fue el Cangrejo. Después vinieron el Oso Hormiguero, el Perezoso y diversos otros pintorescos personajes. Como Aquiles, todos los nuevos personajes eran masculinos: Cangrejo, Hormiguero, etcétera.

Aquello ocurría en los primeros años del pasado decenio, y yo tenía perfecta

conciencia de lo que hacía. Por alguna razón, sin embargo, no acababa de decidirme a crear personajes femeninos. Aunque molesto conmigo mismo, no podía dejar de pensar que crear "sin motivo" personajes femeninos sería artificioso y gratuito. No quería yo hacer demagogia sexista –antipático elemento del mundo real– y mucho menos mezclarla con los etéreos placeres de un mundo fantástico ideal.

Mucho tiempo estuve devanándome los sesos sobre la cuestión. Llegué incluso a escribir un diálogo exculpatorio, en el que intervenía yo mismo y discutía con mis personajes el problema del sexismo literario. Además de mis amigos Aquiles y el Sr. Tortuga, en el reparto entraba, como visitante sorpresa, nada menos que Dios, quien, como en el viejo chiste, resultaba ser mujer y negra. Aunque chabacano, se trataba de un esfuerzo serio para luchar cuerpo a cuerpo con problemas de conciencia que me estaban incordiando. El diálogo no llegó nunca a quedar suficientemente pulido, y no apareció en el libro. Empero, tras una serie de reelaboraciones fue gradualmente transformándose en el "Séxtuple Ricercar" que le da conclusión.

Mis remordimientos de conciencia sí me hicieron crear femeninos algunos personajes secundarios. Tenemos así a Prudencia e Imprudencia (quienes discurrían brevemente sobre la noción de coherencia lógica) y algunos casos más. Pero no importa por dónde se corte la vara: al sexo femenino le tocaba siempre el trozo más corto. No me acababa de convencer, pero así estaban las cosas.

Además de mis diálogos, poblados por personajes masculinos, el libro está saturado de presunciones tácitas de masculinidad, utilizándose en él las formas masculinas de los pronombres y posesivos (que en inglés son diferentes en la tercera persona del singular). No me disculpé por ello, confiando en cambio en el buen sentido de mis lectores, en que sabrían darse cuenta de que con frecuencia tales pronombres no presumen género, sino sencillamente denotan individuos "unisexo".

Sin embargo, con el tiempo he llegado gradualmente a sentir de forma distinta acerca de cómo aludir por escrito a personas de sexo no especificado, o a personas presuntamente específicas, pero tomadas al azar. Es cuestión delicada y no tengo pretensiones de dar soluciones definitivas; pero sí he descubierto algunas vías de aproximación que son de mi gusto, y que tal vez pudieran serles útiles a otras personas.

¿Qué pudo despertarme? Puesto que ya tenía yo conciencia del problema, ¿qué nuevo elemento hizo falta para inducir el cambio? Bueno, uno de los incidentes relevantes ocurrió cuando oí contar la historia del cirujano. Me sorprendió tanto mi propia reacción como la de mis acompañantes. Casi todos nos habíamos fabricado mundos inverosímiles y extravagantes, en lugar de imaginar sencillamente que un cirujano pudiera ser mujer. ¡Qué ridículo! El suceso me puso de relieve cuán insertos están nuestros prejuicios, y la muy escasa conciencia que de ellos tenemos. Me parecía que las consecuencias que potencialmente pudiera ello encerrar alcanzaban mucho más allá de lo que ingenuamente pudiera creerse. De ninguna manera puedo yo creer que el lenguaje nos "lleve a empellones", que pueda hacernos esclavos suyos. Y creo, además, que debemos hacer todo lo posible para librar al lenguaje de usos y fórmulas que refuercen en nuestras mentes las presunciones tácitas.

Me tropecé con uno de los más vívidos ejemplos de cuanto estoy diciendo un par de años después de publicado mi libro. Estaba yo explicando a un grupo de personas uno de sus diálogos cuando dije lamentar que todos sus personajes hubieran sido masculinos. Una mujer preguntó por qué fue así, y yo contesté, "Bueno, una vez que los primeros –el Sr. Tortuga y Aquiles– lo habían sido, me parecía artificioso introducir otros femeninos, sin más justificación aparente que una cierta demagogia sexista". Y al tiempo de decir yo esto, un pensamiento horripilante atravesó mi mente por vez primera. ¿Cómo podía yo saber que en el cuento de Carroll la Tortuga era macho? Seguro que lo era, ¿verdad? Yo creía recordarlo perfectamente.

Pero la cuestión me tenía inquieto. Puesto que había a mano un ejemplar del diálogo de Carroll, hice la comprobación. Quedé desconcertado al ver que Carroll en ningún lugar hace indicación del sexo de la Tortuga. En efecto, la primera frase reza así: "Aquiles había adelantado a la Tortuga, y se había sentado cómodamente sobre su caparazón". En el resto del diálogo, Carroll escribe "Aquiles" y "Tortuga" para ir explicando quién habla. ¡Vaya con el Sr. Tortuga! ¿Le habría dado yo sexo masculino tan sólo a causa de mis prejuicios?

Probablemente no. La primera vez que supe del diálogo de Carroll –hace muchos años– fue por un cuento que me contó un hombre. Verosímilmente fue esta persona quien me transfirió sus propias presunciones. Podía yo, por tanto, declararme inocente. Además, me di cuenta después, había yo leído unos cuantos comentarios sobre el diálogo de Carroll en revistas de filosofía, y al repasarlas observé que también en ellas el personaje "Tortuga" estaba "sexuado", mientras Carroll había eludido cuidadosamente la cuestión. Aún sintiéndome absuelto –al menos en parte– andaba desazonado. No hacía más que preguntarme: si yo hubiera empezado por imaginar una Tortuga hembra, ¿qué aspecto tendría ahora mi libro?

Una de las cosas que me habían hecho desistir de valerme de personajes femeninos fue el demagógico uso político que algunos libros hacen al aludir a quien los lee, o de mencionar a personas tomadas al azar por "él" o "ella". Semejantes alusiones sobresalen del texto como chichones, y le hacen al lector fijarse tanto en consideraciones sexistas que fácilmente le distraen de lo importante. Me parecía que tal estrategia era demasiado burda, y probablemente, causa de disgusto a más de una persona.

Y empero, no podía yo estar de acuerdo con la actitud de otras, mayoritaria, pero no exclusivamente, hombres, que se niegan a apearse de sus hábitos lingüísticos fundándose en la "tradición", en la "pureza del idioma", la "belleza del lenguaje" y demás cantinelas. Qué duda cabe, llamar "persona contra incendios" a los bomberos/as no resulta muy atractivo. Pero caben otros recursos.

En la introducción que Robert Nozick antepuso a sus *Philosophical Explanations*, admirable y apasionante libro de filosofía, me tropecé con la siguiente nota al pie: "Ignoro" –dice Nozick– "si se puede escribir de forma verdaderamente neutra con respecto al género de pronombres sin causar continuamente distracciones al lector –al menos al lector de hoy. Estoy buscando todavía una solución satisfactoria". A partir de aquí Nozick usa casi exclusivamente formas masculinas de los pronombres. Mi reacción fue de disgusto. ¿No pudo Nozick haberse tomado verdaderamente más molestias? Parte de mi disgusto se debía sin duda a mis propios sentimientos de culpabilidad por no haberlo yo hecho así en mi libro; mas, por otra parte, tenía la impresión de que Nozick no había sabido ver aquí

un reto apasionante, donde su agudo sentido filosófico hubiera podido aportar una contribución social muy positiva.

Que yo recuerde, mi primer esfuerzo serio para "desmasculinizar" mi prosa fue al preparar mi diálogo sobre el test de Turing, que terminaría apareciendo en esta sección, el mes de julio del año pasado. Mientras lo escribía, el sexo de mis personajes variaba fluidamente en mi imaginación, pues estaba sirviéndome, como modelos, de combinaciones de personas que yo conozco. Siempre imaginé que el personaje de puntos de vista más acordes con los míos era femenino. Vacilaba en cambio con respecto a los otros dos.

Un día se me ocurrió que el principio del diálogo analizaba la cuestión planteada por Turing: "¿Se puede, al menos en teoría, distinguir hombre de mujer a través del texto de un diálogo?". La cuestión iba tan al pelo a los personajes que en mi artículo discutían este problema, que no pude resistirme a crear un personaje "ambisexual" –es decir, ambiguo en cuanto a su rol femenino o masculino. Así que uno de ellos fue bautizado "Cris". Pronto me di cuenta de que no había motivo para no extender esta idea a otros personajes, proponiendo al mismo tiempo una adivinanza a los lectores. Y así nacieron "Santi", "Cris" y "Pachi".

La composición de aquel diálogo tuvo para mí importancia crucial. Aunque su neutralidad había sido motivada por el deseo de darle un giro auto-alusivo interesante, me sentí aliviado de haber logrado escapar de la presunción de masculinidad de los personajes en que me había visto atrapado hasta entonces. [En la versión castellana uno de los personajes es manifiestamente masculino. En el original americano los personajes se llaman "Chris", "Sandy" y "Pat", y la indiferencia era total. N. del T.] Comencé a buscar nuevas vías para corregir mis pasadas presunciones tácitas sexistas.

No fue tarea fácil, y sigue sin serlo. En mis explicaciones de clase, por ejemplo, me descubro queriendo aludir a "ella" al referirme a una persona antes mencionada sólo por el apellido –especialista en lógica o en biología, pongamos por caso. He descubierto, de todas formas, que no consigo decirlo con total naturalidad. Algo más de éxito he tenido con los pronombres que presumen género, haciendo en esto como Carroll, "rehuyendo", por así decirlo, la cuestión. Digo de cuando en cuando "él o ella" (o si procede, "él" o "ella"), aunque tengo que confesar que demasiadas veces tengo que decir "tal grupo" o "ese equipo", o simplemente "ellos".

Quienes, como yo, se esfuerzan en eliminar de su lenguaje presunciones infundadas o gratuitas sobre género o sexo pueden intentar servirse de plurales, o de nombres colectivos; no obstante, las frases reflexivas, como "nos metimos en camisa de once varas", suelen presentar dificultades, haciéndonos parecer hablar en plural mayestático. Por mucho que lo intentemos, nuestra forma de hablar se resentirá del esfuerzo, haciéndonos ir a trompicones, y pronto él/la desearía/n no haberse nunca sensibilizado ante el tema del sexismo gramatical. Muchas veces, además, el plural nos lleva de la sartén al fuego, sacrificando la ambigüedad del masculino-femenino a la ambigüedad del singular-plural. La única ventaja, supongo yo, es que no hay grupo(s) que luche(n) activamente por la equiparación e igualdad de singular y plural.

Una posible solución es usar el plural para referirse exclusivamente a, por ejemplo, "biólogos" o "un equipo de biólogos" y nunca a "un/a biólogo/a". De esta forma, "ellos" alude legítimamente a un plural. Es, no obstante, una solución pobre y farragosa, porque resulta mucho más vívida la descripción de individualidades. Un colectivo no puede siempre funcionar en plurales.

Otra solución, algo más grata, consiste en traducir situaciones impersonales a personales, recurriendo al "tú" o al "usted". De esta forma, quienes leen o escuchan pueden sentirse inclinados a entrar en el juego y experimentar por persona interpuesta la situación de que se trate.

Pero a veces, al proceder así puede salirnos el tiro por la culata. Imaginemos que hablamos de las extrañas consecuencias que pueden producir sobre la vida cotidiana las fluctuaciones aleatorias. Se podría escribir algo así: "Un día su cartero puede tener tanto correo en la cartería para clasificar, que cuando ella logre ponerse en camino será ya mediodía". Al empezar a leer, nuestra ávida lectora Conchi se fabrica una imagen de su simpático cartero clasificando y ordenando las cartas, y un instante después, ¡zas! se le dice que su cartero es "cartera", que es mujer. ¡Qué corte! Y no es que sea un "corte" a nivel superficial (la simple colisión entre "cartero" y "ella"), aunque sin duda hay ya conflicto a este nivel. No, se trata de un auténtico conflicto de imagen contra imagen, pues usted hizo expresamente pensar a nuestra Conchi en *su propio* cartero, que se da la circunstancia de que *sí* es hombre. Incluso si hubiéramos dicho "su agente postal" habría quedado sorprendida Conchi. Por otra parte, si se le hubiera pedido a nuestra fiel lectora que pensase en "el agente postal de Quique", entonces la palabra "ella" no habría provocado tanta sorpresa, y quién sabe si ninguna.

En mis clases procuro emplear expresiones sexualmente neutras, tales como "agente postal" o "titular del departamento", eludiendo lo más posible especificar el género a través de pronombres al referirme a ellos. He llegado a darme cuenta, sin embargo, que en gran parte todo este número circense no tiene más destinatario que yo mismo. No basta eludir los estereotipos para debilitarlos o destruirlos. No basta suprimir en ocasiones un pronombre "él" –ocasiones donde todo el mundo lo usaría– para convertir a mi alumnado en fervoroso partidario y apóstol de los nuevos usos. Una parte se dará cuenta de mi "buen comportamiento", pero serán, seguramente, quienes sientan ya interés por el problema.

¿Por qué, pues, no soltar una "ella" de cuando en cuando? ¿No es, evidentemente, lo que procede? Tal vez; pero en muchos casos, como señalaba Nozick, tendría una apariencia tan demagógica que más que aclarar contribuiría a distraer. El problema está en que una vez empleada una perífrasis como "titular del departamento", aplicable por igual a ambos sexos, la gente se fabrica un "nodo" mental –una especie de gancho conceptual del que se pueden colgar diversas cualidades. (Si la palabra "nodo" no le sugiere nada al lector, imagine usted un cuestionario con cierto número de preguntas que exijan respuesta inmediata.)

Ahora bien, sería ingenuo suponer que unos cuantos segundos después de la formación del nodo la imagen suscitada permanece –si es que alguna vez lo estuvo– flotando en un limbo asexual. Es prácticamente imposible construir la más efímera e insubstancial imagen de una persona sin presumir que es hombre o mujer. En el instante de fabricarse el nodo, a menos que usted proporcione las respuestas adecuadas, el propio nodo empezará a responder, haciendo conjeturas por sí mismo. (Imagine que cada espacio en blanco del cuestionario tiene una respuesta razo-

nable, presumible, escrita a lápiz y fácil de borrar, pero utilizable a falta de otra más precisa.) Y desdichadamente –incluso para las más ardorosas feministas– estas respuestas presumibles son por lo común inconscientes y cargadas de connotaciones sexistas. (Las mujeres pueden ser tan sexistas como cualquier hijo de vecino.) Por ejemplo, para desconsuelo mío, me he dado cuenta de que mis prejuicios se hunden muy adentro, tanto que cuando yo *digo* "agente postal" y, más adelante, "de camino", me encuentro *pensando*, no obstante, que "él va de camino". Resulta muy desconcertante, y revela que, por mucho éxito que haya podido tener mi entrenamiento a nivel lingüístico, no he conseguido todavía alcanzar el nivel *imaginístico*.

Así que, ¿no nos habremos metido nosotros mismos en camisa de once varas? Después de todo, he dicho que el enfoque pasivo, consistente en limitarse a rehuir hábitos lingüísticos sexistas no es suficiente, mientras que por otra parte, el enfoque activo, al violar frontalmente imágenes estereotipadas, puede muy bien ser excesivo. ¿No podrá existir una tercera vía con mayor éxito?

Me parece, en efecto, haber descubierto una solución transaccional bastante airosa a tales dilemas. En lugar de dejar caer en el regazo de nuestra lectora un neutro *después* de que ella haya podido formarse sus propias presunciones, impidámosle, sencillamente, que alcen vuelo. Destruyámoslas explícitamente desde la palabra inicial.

Así lo hice al comienzo de mi artículo de julio sobre "anumeralismo". Contaba allí un viejo chiste. Por lo común, al referirlo se comienza: "Un profesor de astronomía está desarrollando una lección acerca de la suerte que correrá nuestro sistema solar, y dice...". El "profesor" nos hace automáticamente pensar en un hombre. Sin duda el hecho refleja los recuentos estadísticos por sexo de quienes profesan la astronomía, pero los individuos no son estadísticas.

¿Cómo mejorar la historieta –con donaire? En la versión tradicional inglesa, hay una cierta separación entre la palabra "professor", causante de la presunción tácita, y el pronombre personal, "he", que declara explícitamente su sexo. Es una separación suficiente para que la presunción se asiente sólidamente en el oyente. Pues no dejemos que ocurra así. Hagamos que el profesor sea profesora, revelando explícitamente su sexo desde el primer instante. Y al decir esto no pretendo decir que debamos comenzar el cuento diciendo "Una mujer profesora estaba dando una conferencia acerca de la suerte de nuestro sistema solar, y...". Eso sería horrible.

Mi solución fue revelar su sexo a través del nombre. Inventé para ello un apellido pseudo-eslavo, "Professor Bignumska" (en la versión española se llamaba Profesora Grandnumskaia); las terminaciones en "-a" revelan que se trata de una mujer. Hay por otra parte la opinión de que en los países del Este de Europa es corriente que profesiones tradicionalmente masculinas sean desempeñadas por mujeres.

Pero a veces la gente no sólo no ve lo que se le quiere mostrar, sino que lo rechaza y altera frontalmente. En la edición francesa de *Scientific American* (*Pour la Science*) mi "Professor Bignumska" fue convertida en "Monsieur le Professeur Grannombersky". No sólo se le hizo a mi profesora una operación de cambio de sexo, sino que el/la traductor/a se había dado cuenta de mi intención y deliberadamente suprimió todos "los caracteres sexuales secundarios", convirtiendo la terminación del nombre al masculino. Me sentí defraudado. Por otra parte vi con placer que en la edición alemana (*Spektrum der Wissenschaft*) la feminidad de la doctora en cosmología permanecía inmaculada. Allí se la llamaba "die namhafte Kosmogonin Grosszahlia". No sólo su nombre, sino también su título tienen desinencia femenina.

El hábito de aludir a miembros de ciertas profesiones mediante palabras explícitamente masculinas o femeninas crea, desde luego, algunos problemas. ¿Qué hacer para aludir a un grupo formado por actores y actrices? Si no se quiere ser verboso no hay muchas soluciones, aparte de la ordinaria, que es decir "actores", o "gente de teatro". Si el contexto se presta, cabe todavía "el reparto", o "el elenco", o sencillamente, "intérpretes".

Todos los idiomas que he estudiado se encuentran afligidos de una u otra forma por problemas similares. En español tenemos palabras de sonido chocante, como "médica" o "ministra". Por otra parte, ¿qué tal de exótico sonaría un masculino de "fregona"? En francés no hay mejor forma de referirse a una escritora que diciendo "une femme écrivain", y una profesora es "une femme professeur", estando la presunción de género embebida en los propios sustantivos: "écrivain" y "professeur" son en francés nombres masculinos. Para conferirles capacidad de aludir a mujeres es preciso hacerlos funcionar como adjetivos que califican al sustantivo principal, "femme".

Otra de las peculiaridades del francés es "quelqu'un", palabra que significa "alguien". En francés se usa el indefinido "un" sin tener en cuenta el sexo de la persona antecedente. Lo cual significa que si una desconocida llama a la puerta de Nicole y la hija pequeña de ésta va a ver quién es, lo más probable es que la niña le grite a su madre algo así como "Maman, il y a quelqu'un à la porte" (Mamá, hay alguien en la puerta). Es imposible darle al pronombre forma femenina y decir: "Maman, il y a quelqu'une à la porte". Todavía más ridícula sería la transformación del impersonal "il y a" con pronombre masculino "il" en versión femenina: "elle y a". Suena sencillamente absurdo. El masculino "il" es en estos casos tan impersonal como el inglés "it" o como el sujeto elíptico castellano al decir "es la una de la tarde".

Por lo común, cuando en francés se alude a un grupo mixto o inespecífico de personas se usa el masculino plural "ils". Incluso para un grupo cuya composición no se especifica, pero que verosímilmente cuenta con al menos veinte mujeres por cada hombre, seguirá exigiendo el empleo de "ils". Las mujeres están habituadas desde pequeñas a estas formas de expresión, y las respetan tan natural y espontáneamente como los hombres. ¿Puede usted imaginar el clamor que provocaría cualquier intento decidido de invertir este convenio secular? ¿Cómo se sentirían los hombres si la presunción tácita fuese decir "elles"? ¿Qué sentirían las mujeres? ¿Qué sentiría la gente, en general, si al mencionar un grupo formado por varios hombres y algunas mujeres se tuviera que decir siempre "ellas"?

Harto curiosamente, hay circunstancias en que eso es casi exactamente lo que ocurre. Existe un estilo de redacción formalista, utilizado en documentos legales y contratos donde la palabra "personnes" se utiliza para aludir a grupos abstractos e indeterminados; en lo que pueda seguirse a continuación, para referirse a tal nombre se emplea el femenino plura "elles". Como la palabra "personne" es de género femenino (pues procede del latín *persona*) tal es el pronombre correcto, incluso si el grupo consta sólo de hombres.

A pesar de que tal forma de expresarse es gramaticalmente correcta, cuando se la emplea una y otra vez en un texto largo el lector recibe una impresión extraña, pues el sustantivo antecedente se encuentra tan lejano que el pronombre se hace autónomo. Se tiene la impresión de que en algún momento se debería pasar a "ils", y de hecho, así ocurre algunas veces. Cuando eso no ocurre, puede hacer sentir al lector una cierta desazón. Tal vez esté hablando yo de mi reacción personal. Quizá sea tan sólo la reacción de alguien habituado a disponer de pronombre masculino para mencionar grupos inespecíficos de personas.

Somos todos, evidentemente, miembros del gran colectivo que llamamos "la humanidad", o simplemente, "el hombre". Incluso la ardorosa feminista Ashley Montagu escribió en cierta ocasión –hace mucho, imagino– un libro titulado *Man: His First Two Million Years* ("El Hombre. Sus primeros dos millones de años"). Mucha gente aduce que usado de esta forma "hombre" tiene un significado completamente distinto de "hombre" como "varón", y que en aquella acepción queda depurado de toda connotación sexual. David Moser ha señalado con gran astucia la debilidad de esta tesis, haciendo notar como en los libros se encuentran párrafos de esta suerte: "El hombre ha sido tradicionalmente cazador, y ha mantenido a sus hembras en la vecindad de su hogar, donde éstas pueden velar por los pequeños". Nunca veremos, en cambio, frases como "El hombre es el único mamífero que no siempre amamanta a sus cachorros". Veremos, eso sí, "El hombre es el único mamífero cuyas hembras no siempre amamantan a sus pequeñuelos". Ya vemos cuál es la neutralidad sexual de "hombre" en sentido colectivo. Por mi parte, atento ya a tales anomalías, pronto tropecé con la siguiente perla en un libro sobre sexualidad: "Se ignora de qué forma solía el Hombre hacer el amor cuando hace millones de años no era él sino un salvaje primitivo".

Echemos un vistazo a otros idiomas. Cuando pasé en Alemania algunos meses trabajando en mi tesis doctoral supe que el "director de tesis" se llama en alemán "Doktorvater", literalmente "padre doctoral". Inmediatamente me pregunté: ¿Y qué sucede si el Doktorvater es mujer? ¿Se convertirá en "Doktormutter"? Como me sonaba absurdo, me imaginé que una solución mejor sería utilizar el sufijo feminizante "-in", convirtiéndolo en "Doktorvaterin", algo así como "padrina doctoral". Parece, sin embargo, que sería preferible un vocablo neutro.

Italiano y alemán comparten un rasgo inesperado: en ambos la forma respetuosa o deferente de la segunda persona –equivalente al "usted" castellano– se deriva del pronombre femenino singular, siendo la única diferencia que se escribe con mayúscula. En italiano es "Lei", en alemán, "Sie". Ahora, en alemán la forma verbal correspondiente tiene siempre desinencia plural, diluyendo así algo su relación con "sie", "ella". En cambio, en italiano el verbo continúa en tercera persona del singular. Así, se podría pretender adular a un hombre diciendo "O, che Lei è bello!" (Oh, qué bello Ella es). Evidentemente, los italianos nunca cometen semejante torpeza. A ellos les resultaría igualmente chocante que en inglés baste añadir una "s" a un sustantivo para hacerlo plural, y que añadiendo también una "s" a un infinitivo verbal ¡se lo convierta en tercera persona singular!

Uno de los casos más extraños se da en chino. En chino mandarín ha habido tradicionalmente un solo pronombre para "él" y "ella", pronunciado "tā" y denotado



El lado izquierdo de este ideograma consiste en el radical "persona", indicando que alude a un ser humano de sexo no especificado. Bastante curiosamente, en las reformas lingüísticas llevadas a cabo en China a lo largo de los setenta últimos años se han introducido distinciones, gracias a las cuales hay ahora dos formas gráficas con el único sonido "tā". Se ha conservado el antiguo ideograma, pero ahora, además del viejo significado "él/la", tiene el nuevo sentido "él" (¿no lo veía venir?), inventándose para "ella" un ideograma nuevo. El radical del nuevo carácter es el correspondiente a "mujer" o "hembra", y por ello es:



El nuevo significado implícito, no existente en chino antes de este siglo, es que el tipo "normal" de ser humano es macho, y que las hembras de la especie deben ser señaladas especialmente como "desviaciones" del modelo. Me resulta misterioso por qué los chinos no dejaron tal como estaba el viejo ideograma –como pronombre neutro– fabricando, si los necesitaban, *dos* caracteres nuevos, uno con el radical femenino, como el ya mostrado, y otro con racial *masculino*, que tendría entonces este aspecto:



(Estos tres caracteres han sido creados mediante un ordenador Vax, con ayuda de un programa generador de caracteres redactado por David B. Leake y el autor.) Con ánimo de dar un ejemplo equivalente (aunque exagerado) en español, ¿podríamos imaginar una reforma política en la que la palabra "persona" pasara a significar "hombre", y que para expresar "mujer" tuviéramos que decir "personesa"?

El resultado es que en China ya no se dispone de una forma escrita del pronombre personal que sea verdaderamente neutra. Antes se podía escribir todo un cuento sin por una vez revelar de qué sexo eran sus personajes; ahora, nuestra pretensión de ambigüedad es en sí misma ambigua. En el caso de la cosmóloga, que en su versión original contenía una presunción tácita, vale la pena preguntarse qué sería mejor para la causa del feminismo. ¿Preferiría usted que el narrador dejase indeterminado el sexo del personaje protagonista, dejando así que su auditorio libremente invocase sus presunciones tácitas propias, o preferiría usted que el narrador se viese obligado a tomar postura?

Uno de mis berrinches favoritos me lo provoca el uso popular que hoy se da a la palabra "tíos". Con frecuencia oímos describir por "tíos" grupos de personas que contienen mujeres. Más todavía, empieza a ser moneda corriente oír a mujer dirigirse a grupos de mujeres diciendo "¡Vamos ya, tíos!". Suena verdaderamente horrible. Algunas personas a quienes se lo he comentado han sostenido tercamente que al usar "tíos", en plural, esta palabra queda desprovista de su carácter masculino. Discutía yo acerca de esto con una mujer, y ella no hacía más que decir, "Quizá te parezca *a ti* que "tíos" conserva todavía aromas masculinos, pero, desde luego, no tiene ya ninguno en la forma en que lo usa la gente". No me daba yo por convencido, pero nada de cuanto pudiera decir parecía influir lo más mínimo en mi interlocutora, ni hacerla modificar un ápice sus puntos de vista. Al fin tuve suerte, porque en una estocada a fondo, que ella creyó sería

demoledora, fue y me dijo "¡Pero bueno! ¡Si yo misma he oído *a tíos* decirlo para llamar a un grupo de chavalas!" Solamente entonces se dio cuenta mi contrincante de que acababa de meter el gol en meta propia.

Tales son las sutilezas del lenguaje. Por lo común tenemos muy escasa conciencia de cómo funcionan nuestras mentes, ni de cuáles son nuestras convicciones más profundas. Ahí están, para que nosotros nos percatemos de ellas, pero con demasiada frecuencia las personas no prestamos atención a nuestro fuero interno; creemos posible alcanzar a conocernos sin escucharnos a nosotros mismos. Yo me he descubierto diciendo "chesspeople" para referirme a esas piezas de madera que se van moviendo por el tablero al jugar al ajedrez. (En inglés los trebejos se llaman "chessmen". N. de. T.) Temo haberme excedido en mi entrenamiento de precaución ante las palabras terminadas en "man" o "men".

En nuestra sociedad tenemos hoy planteado el problema de las presunciones tácitas sexistas. Es problema que se manifiesta por doquier. Lo tenemos en proverbios como "To each *his* own" ("A cada cual lo suyo", que en inglés usa un posesivo masculino) o en refranes como "Time and tide wait for no man" ("Por ningún hombre espera ni tiempo ni marea"). Lo oímos a niños (y adultos) al hablar de los ratones o los pájaros del patio de sus casas. ("¡Míralo escaparse con el pan en el pico!".) Lo vemos en los dibujos animados, muchos de los cuales presentan algún pobre simplón, o algún lamentable "venido abajo", con el que "todo hombre" puede identificarse, cuyo destino es sufrir el abandono, el desprecio y los golpes del mundo cruel, mientras todos nos reímos viéndole sufrir un revés tras otro a cual más duro. ¿Cómo es que las mujeres nunca aparecen en ese papel?

Una tarde, en casa de unos amigos, estaba yo leyendo un delicioso libro infantil titulado *Tritón y Sapo se hacen amigos*, y se me ocurrió preguntar por qué Tritón y Sapo tenían en el cuento que ser ambos machos. De aquí se pasó al tratamiento que recibe lo masculino y lo femenino en los programas infantiles de televisión y en las películas para niños. Nos paramos, más concretamente, en los Teleñecos, pregutándonos todos por qué hay tan pocos simpáticos personajes femeninos en esta serie. Por mi parte, soy gran admirador de Ms. Piggy, pero sigo pensando que si ella va a seguir siendo el único personaje femenino destacado, algo no marcha bien. Difícilmente, además, podríamos considerar su papel como modelo ideal.

Los problemas de este tipo general no se plantean solamente en torno al sexo, claro está. Se extienden mucho más allá, a grupos de toda especie, grandes o pequeños. Las viñetas de *The New Yorker*, por ejemplo, aunque inocuas en cierto sentido, no contribuyen lo más mínimo a promover cambios en las presunciones tácitas que cada cual tenga acerca de los roles que pueda desempeñar la gente. ¿Con cuánta frecuencia vemos ejecutivos negros o femeninos en las viñetas del *New Yorker*, a menos, evidentemente, de que estén allí por "exigencia del guión"? Otro tanto vale para casi todos los espectáculos de televisión, libros, películas... No es fácil dar con procedimientos para combatir esquemas tan monolíticos.

Estando este artículo prácticamente terminado he descubierto un libro, tan ameno como excelente, que pudiera significar para la humanidad un gran salto en la dirección correcta. Se trata del *Handbook of Nonsexist Writing*, por Casey Miller y Kate Swift (Barnes & Noble, 1980).

Una de las declaraciones más elocuentemente antisexista con que me he tropezado tuvo lugar en una charla pronunciada por el presidente de Stanford, Donald Kennedy, con ocasión de una comida del equipo de atletismo de la Universidad. Hace treinta años, el propio Kennedy era miembro del equipo de Harvard, y en su charla rememoró otra celebración similar, a la que asistió en aquel tiempo. Nos dijo, meditabundo: "Se me ocurre preguntar cuál habría sido la reacción si yo hubiera predicho que pronto... las féminas correrían la maratón de Boston más rápidamente que lo hubiera hecho hasta entonces ningún hombre. Dos tercios del auditorio hubieran soltado una carcajada incrédula, acompañada seguramente de algunos chistes de dudoso gusto".

Y seguidamente hizo notar: "No obstante, eso es exactamente lo ocurrido. Mis compañeros de clase quedarían atónitos ante tal *acontecimiento*, pero todavía les hubiera sorprendido más la *tendencia*. Si nos fijamos en los mejores tiempos mundiales de hombres y mujeres correspondientes a maratones de los diez últimos años, salta a la vista que los registros de las féminas han ido mejorando a lo largo de esta década unas siete veces más rápidamente que los registros masculinos".

El caso es todavía más llamativo en natación. Kennedy recordó que, en sus tiempos, los equipos de Harvard y Yale se encontraban en el pináculo de la natación estadounidense, llegando ambos imbatidos a su tradicional enfrentamiento de fin de temporada. "¿Qué hubiera ocurrido si en aquella piscina hubiesen competido las mujeres de Stanford de ese año?", preguntó Kennedy. "La palabra exacta es *humillación*. Para que se hagan idea, *siete* de las actuales nadadoras de Stanford hubiera derrotado a mi amigo Dave Hedberg, el gran velocista de estilo libre de Harvard, y dejado atrás a *todo* el equipo de Yale en los 100 metros. Las mujeres de Stanford hubieran copado todos los puestos de los 200 metros espalda y braza, vencido en *todas* las demás competiciones".

"En relevos, 4 por 400 estilo libre, habría una demora de 10 segundos desde que Stanford tocase hasta la llegada del primer hombre de la época. ¿Se imaginan lo largos que son 10 segundos? ¿Consiguen imaginar a la multitud apiñada en el Payne Whitney Gymnasium, viendo alinearse a un equipo de *chicas* contra los dos mejores equipos masculinos de relevos de estilo libre de la época, esperando lo inesperado, y teniendo que aguardar todo ese tiempo hasta la llegada de los hombres?".

Aunque Kennedy trazó una imagen humorística, su tesis era de la seriedad más absoluta. "Les pregunto", añadió, "si las ideas preconcebidas acerca de la capacidad femenina pueden verse tan rudamente castigadas en este terreno, donde es tradicional el predominio masculino, ¿cómo pretenderemos seguir apegados a otras ilusiones que nos hayamos formado en otros campos?

"¿Cuál es, en dos palabras, la lección que debemos aprender de la igualdad *atlética* de hombres y mujeres que está empezando a manifestarse? Me parece a mí ser ésta: quienes formulan toda clase de hipótesis menos verificables acerca de las limitaciones femeninas harán bien en arrumbarlas y deshacerse de ellas. Tanto si es malintencionado, sirviendo entonces para descalificar y discriminar por razón de sexo, como si es mero capricho o pura superstición, lo absurdo es absurdo. Y resiste con tenacidad."

Vale la pena reflexionar en ello. Mientras tanto,



Taller y laboratorio

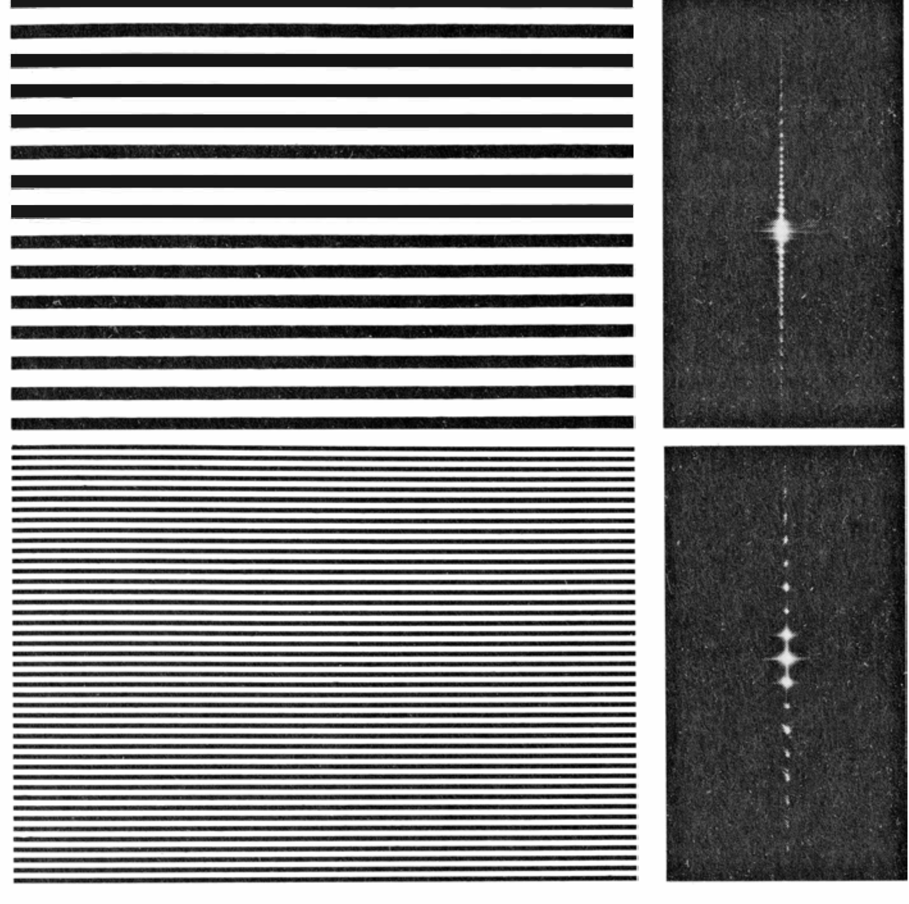
Ensayos de óptica elemental en los que se elimina el "ruido" de las imágenes mediante filtrado espacial

Jearl Walker

El filtrado espacial es una técnica que permite eliminar la información parásita ("ruido") contenida en una imagen. Pensemos en la imagen transmitida desde un satélite; puede contener peculiaridades añadidas por el propio sistema de transmisión. Ese ruido (o sea, las peculiaridades añadidas) puede desecharse de la información (de la imagen) a través de un filtrado espacial y obtenerse así una imagen más limpia.

El filtrado espacial se basa en la difracción e interferencia de las ondas luminosas. Arthur Eisenkraft, profesor de física en la neoyorquina Briarcliff High School de Briarcliff Manor, ha ideado para sus alumnos un conjunto de experimentos que les permiten crear un sistema que actúa a modo de ordenador óptico. La información procedente de una diapositiva se convierte en una figura de difracción, que, a su vez, se reconvierte en una imagen real. Filtrando convenientemente dicha figura de difracción, los alumnos eliminan el ruido de la imagen final. Al término de las experiencias pueden afinar la imagen contenida en un fotograbado de medias tintas recortado de un diario.

El desarrollo de los experimentos se inicia filtrando la luz procedente de un láser de helio-neón. Ya sabemos que la luz puede suponerse constituida por rayos o bien por ondas. Adoptando el modelo de rayos, un haz de luz láser estaría formado por rayos exactamente paralelos. Según el modelo ondulatorio, ese mismo haz lo constituiría una sucesión de frentes de onda planos perpendiculares a la dirección de propagación de la luz. Pero ninguno de ambos modelos es correcto, ya que los rayos divergen siempre un poco, y el frente de ondas, por su parte, es levemente curvo. La primera operación en las experiencias de Eisenkraft es filtrar el haz a través de una lente y un estenope para eliminar del mismo los rayos no paralelos. Así, cuando ilumine después la diapositiva, se parecerá mucho más a un frente de ondas plano ideal.



*1. Figuras de difracción (***derecha***) y las transparencias (***izquierda***) que las originan*

La lente (L_1 en la figura 2) debe tener una distancia focal corta, pues su misión es enfocar la luz láser sobre un estenope ubicado en su proximidad, pero no es crítica la distancia entre el láser y la lente. Tras situar la lente en el camino del haz, el estenope se intercala dentro de la luz focalizada por aquélla, colocándolo exactamente en el foco, que es donde el haz se estrecha más. Entonces, los rayos paralelos del haz original se difractan en el estenope y los no paralelos, al carecer de una focalización correcta por la lente, no pasan por el estenope.

La luz emergente del estenope forma un frente de onda esférico. De éste se recupera el frente plano al colocar al paso de la luz una segunda lente, L_2. Se trata, pues, de una lente colimadora, cuya separación del estenope debe ser exactamente igual a su distancia focal. Para materializar esa posición se coloca un espejo de modo tal que retorne la luz procedente de la lente a la misma lente, a través de la cual se reflejará en la pantalla que contiene el estenope. Esa luz se verá inicialmente como un punto muy próximo al estenope, pero no en el estenope. Se ajusta entonces la separación entre éste y la lente para

que la luz devuelta por el espejo quede enfocada lo mejor posible sobre la pantalla. Luego se mueve la lente de un lado a otro del eje óptico (que es la recta definida por el láser, el estenope y las lentes) hasta que el punto luminoso caiga exactamente sobre el estenope. La lente estará ahora correctamente situada, o sea, centrada en el eje óptico y separada una distancia focal del estenope. Seguidamente se retira el espejo y la luz saldrá de la lente formando un frente de onda casi plano.

Esa luz ilumina una transparencia fotográfica colocada ante la lente, a una distancia idónea. Dicha transparencia tiene una serie de zonas opacas y transparentes, que difractan la luz para dar una figura en la que están codificados los dibujos de la transparencia. A título demostrativo los alumnos comienzan empleando una transparencia (una diapositiva) compuesta de un sencillo dibujo de rendijas. Eisenkraft ha hecho varias transparencias de ese tipo fotografiando dibujos en blanco y negro. (Los dibujos, lentes, estenopes y soportes necesarios para las experiencias de Eisenkraft pueden adquirirse todos, sueltos o formando juego, de Metrologic Instruments, Inc., 143 Harding Avenue, Bellmawr, N. J. 08301.) Los dibujos consisten en rectas paralelas, círculos concéntricos u otras figuras geométricas. Al objeto de disponer de versiones en miniatura de los dibujos, en forma de diapositivas que pudiese montar en el camino de la luz procedente de la lente colimadora L_2, utilizó película para copias de gran contraste.

Por razones de simplicidad ciñámonos a la transparencia compuesta por rayas paralelas que se disponen a intervalos regulares. Dicha diapositiva actúa de red de difracción. La luz que incida en las rectas oscuras quedará bloqueada y la que lo haga en las superficies transparentes comprendidas entre aquéllas se difractará. La figura de difracción de la luz lleva información codificada sobre la disposición de las rectas en la diapositiva. El resto del montaje experimental se destina a analizar dicha información codificada y a recuperar de ésta el dibujo original contenido en la transparencia.

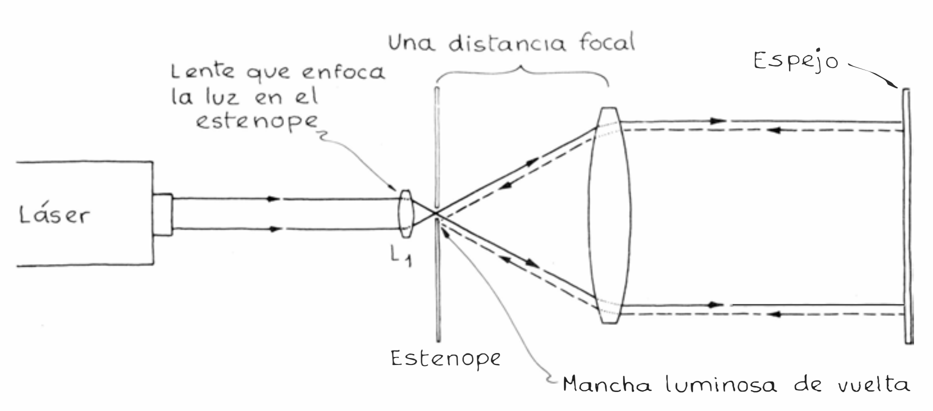
Una tercera lente, L_3, de gran distancia focal, recoge la luz difractada en la transparencia. La separación entre ésta y L_3 es de una distancia focal. Al otro lado de L_3, y también a una distancia focal de ésta, se instala una pantalla o una hoja de vidrio esmerilado. De ese modo, la lente enfocará la figura de difracción creada por la transparencia. El estudio de la difracción se agrupa en dos categorías: cuando el punto de observación está próximo a la fuente de difracción, se tiene la llamada difracción de Fresnel; cuando ambos están muy alejados, se habla de difracción de Fraunhofer. Esta última obedece a una formulación matemática mucho más sencilla, por cuyo motivo sería mejor realizar una observación a distancia, pero razones de índole práctica lo imposibilitan.

En realidad, el punto de observación puede alejarse infinitamente de la fuente de difracción mediante una lente como la L_3. Sin embargo, ésta debe hallarse a una distancia focal de la transparencia, de suerte que los dibujos contenidos en la misma descansen en el plano focal de la lente. Así, en el plano focal del otro lado de la lente la imagen de la figura de difracción recogida por la lente presentará la mejor nitidez. El plano en el que la figura de difracción de Fraunhofer se observa con la mejor nitidez recibe a veces el nombre de plano transformado o plano de difracción.

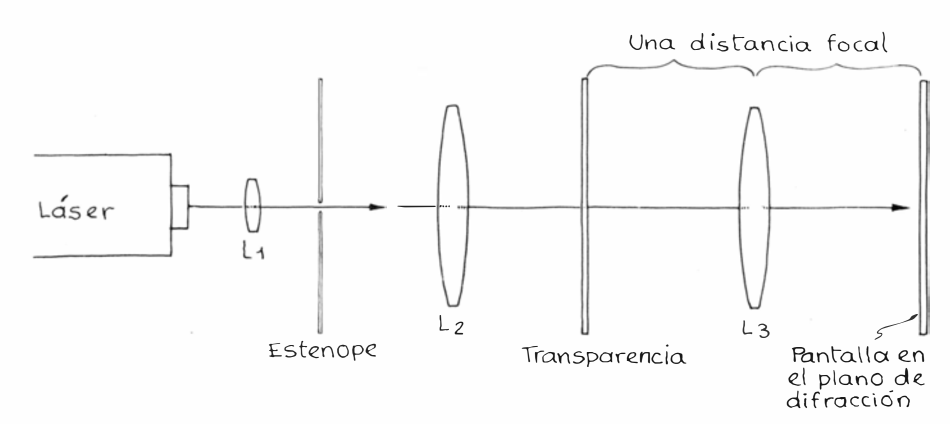
A ciertos puntos de la pantalla, los rayos de luz llegan en fase y se interfieren constructivamente; tales puntos se ven luminosos. A otros puntos los rayos llegan exactamente en oposición de fase y se ven oscuros. En los puntos a los que llegan los rayos con cualquier otra relación entre sus fases se aprecia una luminosidad tenue.

Tipos distintos de transparencias crean diferentes figuras de difracción en la pantalla. Así, la fotografía de un conjunto de rayas anchas y horizontales, espaciadas regularmente, genera una figura de puntos luminosos alineados verticalmente. Toda la pantalla aparece oscura, salvo las manchas de luz correspondientes a los lugares en que los rayos luminosos llegan en fase. La superficie más luminosa se encuentra en el centro: cuanto más separado de éste se halla cada punto, tanto más tenue es su iluminación.

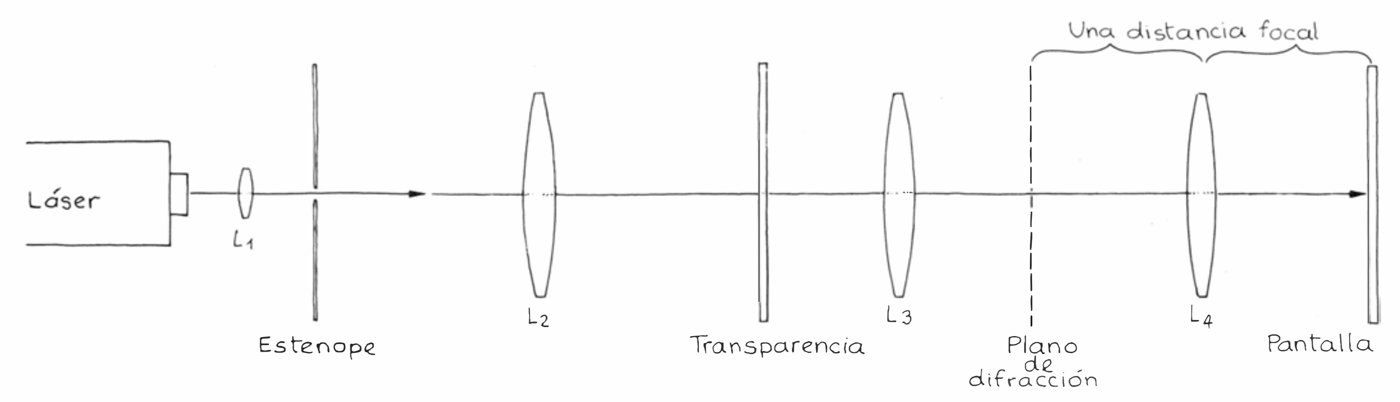
Una transparencia con un dibujo de rayas menos separadas genera una figura de difracción más diseminada. Los dibujos que representan círculos concéntricos generan figuras de círculos concéntricos; y cuanto menor es el intervalo de uno a otro en el dibujo, más separados aparecerán en la figura de difracción. Los retículos de rectas producen unas figuras de difracción hechas de puntos luminosos dispuestos en cruz, de suerte que, a mayor concentración en el retículo, mayor separación ofrecerán luego los puntos.



2. Colimación de la luz láser para dar un haz de rayos paralelos



3. Disposición de elementos para la observación de la difracción debida a las transparencias



4. Disposición de elementos para obtener imágenes reales de las figuras de difracción

Siguiendo las instrucciones de Eisenkraft, sus alumnos sustituyen la pantalla por filtros de tipos diversos, construidos para que obstruyan el paso de porciones seleccionadas de la figura de difracción que atraviesa el plano de difracción. Los filtros son marcos de diapositivas vacíos a los que se pegan trozos de cinta adhesiva opaca. En ésta se deja una abertura que determina el porcentaje de la figura de difracción que se deja pasar. Por ejemplo, si todo el contenido de un marco, menos el centro, es opaco, sólo pasará una porción reducida de la figura. Y si el filtro se centra sobre el eje óptico, aquella porción será la central. Disponiendo de otras aberturas puede dejarse pasar o eliminarse una hilera completa de puntos luminosos.

Para observar la luz que deja pasar un filtro colocado en el plano de difracción se requiere una lente adicional. Esta debe hallarse exactamente a una distancia focal del plano de difracción. Para centrarla se procede igual que con L_2: se monta un estenope en el plano de difracción; la luz que se difracta en éste ilumina entonces la última lente del sistema, que la envía a un espejo y éste la devuelve al estenope a través de la lente. Esta debe moverse ahora paralela y perpendicularmente al eje óptico, hasta que el punto luminoso devuelto incida sobre el estenope. Luego se sustituye éste por un filtro; y el espejo por una pantalla, o bien por una hoja de vidrio esmerilado o una cámara.

Si la luz que atraviesa el sistema no se elimina en el plano de difracción mediante un filtro opaco, interferirá consigo misma en la pantalla y dará una imagen real del dibujo que recoja la transparencia. Si ésta representara hileras paralelas de rectas, en la pantalla aparecería una imagen real de hileras paralelas de rectas. La orientación de la imagen final, empero, estaría invertida respecto a la transparencia. Esta inversión pasa desapercibida con dibujos del tipo de trazos paralelos. Por supuesto, con dibujos asimétricos, la inversión es perfectamente observable.

Al combinar diferentes transparencias y filtros, los alumnos se encuentran con más de una sorpresa. La diapositiva de un retículo produce, por ejemplo, una figura de difracción consistente en puntos luminosos dispuestos en hileras verticales y horizontales entrecruzadas. Supongamos que en el plano de difracción se monta un filtro provisto de una rendija. Entonces, rotando ésta en torno al eje óptico, pueden elegirse las porciones de la figura de difracción que llegan a la pantalla. E imaginemos que se elige una porción vertical de la figura. La sorpresa será que la imagen final constará de rayas horizontales y no verticales. O sea, la última lente L_4 difractará la porción transmitida de la figura de difracción, dando una imagen real de rayas horizontales, y el filtro, situado en el plano de difracción, habrá suprimido la información acerca de las rayas verticales originalmente contenidas en el retículo de la transparencia.

Si sustituimos esa transparencia por otra que represente círculos concéntricos, el filtro constituido por una ranura dejará pasar sólo una parte de la información relativa a los círculos. Supongamos que la ranura sea horizontal. Sobre la pantalla aparecerá entonces una imagen final real sólo de las porciones verticales de los círculos y faltarán las porciones horizontales, pues las zonas de la figura de difracción que transportan información de éstas las detiene el filtro.

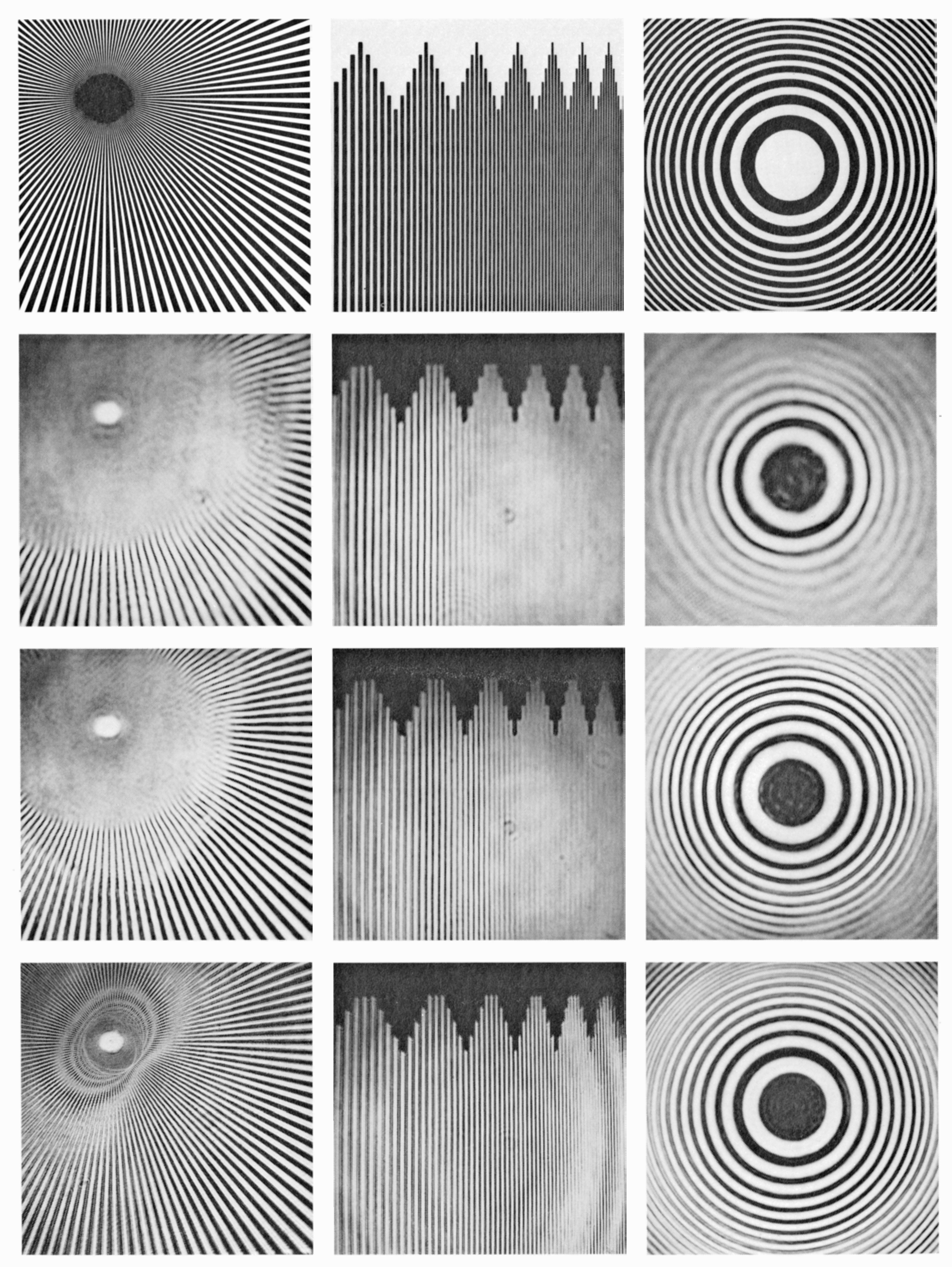
Acaso el efecto más sorprendente se dé cuando la transparencia sea un retículo y la ranura del filtro forme un ángulo de 45 grados respecto a la vertical. En tal situación, el filtro dejará pasar información de las rayas horizontales y verticales del retículo. Pero no pasará toda esa información. Resultará un conjunto de rayas paralelas inclinadas 45 grados respecto a la vertical y perpendiculares a la ranura del filtro. Tales rayas, que no existían en el retículo original, deberán su presencia al filtrado de la información que transporte la figura de difracción de aquél.

Una de las virtudes del filtrado espacial es que puede eliminar de una imagen detalles parásitos que aparezcan con una determinada frecuencia, cuando la imagen en cuestión se escudriña de un lado a otro. Por ejemplo, la imagen puede tener sobrepuestas un conjunto de rayas paralelas uniformemente separadas y que pueden ser consecuencia del paso de la imagen a través de algún sistema de transmisión de información.

Para mostrar de qué modo su equipo elimina tal ruido de una imagen, Eisenkraft comienza montando un experimento con transparencias en blanco y negro. Los dibujos de las diapositivas son de cuatro clases: representa la primera clase un conjunto de rayas radiales; la segunda, un conjunto de rayas de anchuras y longitudes variables; anillos concéntricos espaciados de modo variable, la tercera; y la cuarta, óvalos engarzados.

En el plano de difracción, y centrado con el eje óptico, Eisenkraft monta un diafragma iris de apertura variable. Como primera transparencia utiliza la de rayas radiales. Si el diámetro del diafragma iris no alcanza el par de milímetros, a la pantalla llegará sólo el centro de la figura de difracción; se obtendrá una iluminación general de la pantalla sin que, en ésta, aparezca la menor traza de los dibujos de la transparencia.

Cuando Eisenkraft abre el diafragma hasta un diámetro de dos milímetros, la pantalla comienza a mostrar signos de trazos. Esta imagen es incompleta: se ven las zonas externas del dibujo de la transparencia, pero faltan las internas. Conforme abre más y más el diafragma, van apareciendo más detalles en la imagen. Por último, con un diámetro



5. *Efectos del filtrado espacial (***filas segunda, tercera y cuarta, desde arriba***) sobre transparencias de tres dibujos geométricos (***fila superior***)*

de iris de 15 milímetros, la imagen reproduce la mayor parte del dibujo original.

Las razones del cambio de detalles en la imagen tienen una explicación delicada. Dicho cambio nada tiene que ver con el lugar de la transparencia donde se halla cada detalle. Por tanto, la imagen no es simplemente el resultado de que, a través de una pequeña abertura, se expongan sólo las zonas externas de la transparencia, sino que el detalle de la imagen final depende de la distribución de los rasgos en la transparencia. En las zonas externas la frecuencia con que se presentan las rayas es baja: están muy separadas. De otro modo, si se escudriñara la transparencia describiendo un círculo centrado en el dibujo, la frecuencia con que se cruzarían las rayas sería baja. Más hacia el interior del dibujo la frecuencia espacial de las rayas es alta: están más cerca unas de otras. Y si se escudriñara la transparencia en un pequeño círculo, la frecuencia con que se cruzarían las rayas sería mayor.

Cuando la transparencia difracta la luz que la atraviesa, y cuando la lente L_3 enfoca la luz difractada en el plano de difracción, la figura de difracción depende de la frecuencia espacial que haya en la transparencia. Las porciones de ésta de baja frecuencia espacial atraviesan el plano de difracción junto al eje óptico y las de frecuencia espacial



*6. Efectos del filtrado espacial (***columnas central y derecha***) sobre la transparencia de un fotograbado a medias tintas (***izquierda***)*

alta lo hacen con parte de su figura de difracción más alejada de dicho eje.

Cuando se monta el diafragma del iris en el plano de difracción, se determina en qué cuantía va a llegar a la pantalla la figura de difracción. Si la abertura del diafragma está próxima al eje óptico, quedará obstruida gran parte de la figura correspondiente a las porciones de mayor frecuencia espacial y pasarán fundamentalmente las partes correspondientes a las porciones de frecuencia espacial baja. Así, con la transparencia de rectas radiales, un iris pequeño deja pasar únicamente las zonas más externas del dibujo y, conforme se va abriendo, se transmiten a la pantalla más detalles de frecuencia espacial alta. Cuando el iris es muy pequeño, no se transmite a la pantalla una porción suficiente de la figura de difracción para que allí se forme una imagen del dibujo.

Seguidamente, Eisenkraft sustituye la transparencia de las rectas radiales por la de rectas paralelas. La separación entre éstas (o sea, la frecuencia espacial) varía a lo ancho de la transparencia. Con un iris pequeño, sólo se transmite parte del dibujo. El iris bloquea la porción de la figura de difracción generada por las superficies de la transparencia donde las rectas están más apiñadas (de frecuencia espacial alta) y deja pasar la generada por las rectas más separadas (de frecuencia espacial baja). A medida que se abre más el iris, se franquea el paso de más detalles de frecuencia espacial alta; cuando el diámetro llega a los 15 milímetros, aparecen en pantalla la mayoría de los detalles del dibujo original.

Eisenkraft introduce luego la transparencia de los círculos concéntricos. Cuando el iris es pequeño, sólo sobreviven y llegan a la pantalla las superficies del dibujo inmediatas al centro. Tales superficies tienen una frecuencia espacial baja, porque las separaciones entre los círculos son relativamente amplias. En las superficies externas del dibujo los espacios comprendidos entre los círculos son más estrechos y, para que contribuyan a la imagen formada en la pantalla, el iris debe abrirse más.

En una fotografía de medias tintas los matices del negro (grises) los determina la distribución espacial de diminutas manchas. Un ejemplo ordinario de ello lo tenemos en las reproducciones fotográficas en diarios y revistas. Eisenkraft realizó una transparencia con un retrato fotográfico de medias tintas, ampliando la foto de modo que las manchas de matiz fueran más apreciables. Esta transparencia la monta de la manera habitual en su dispositivo. Para hacer la demostración de filtrado espacial a sus alumnos, comienza colocando un filtro con una rendija en el plano de difracción. Ante una ranura horizontal, la imagen que aparece en pantalla consta de trazos verticales. Que la imagen es el rostro de un hombre resulta evidente, pero lo mismo acontece con los trazos verticales que forman la imagen. Si es vertical, la imagen constará entonces de trazos horizontales. Cuando la ranura forma cualquier otro ángulo, la imagen ofrece trazos perpendiculares a la inclinación de la ranura y aparece, por tanto, también oblicua.

Entonces se reemplaza el filtro con una rendija por un diafragma iris. Si a éste le falta bastante para los dos milímetros, sólo se transmite a la pantalla el centro de la figura de difracción que procede de la transparencia; resulta una iluminación informe de la pantalla.

Cuando el diámetro del iris es de dos milímetros, en la imagen final que produce el dispositivo aparecen la mayoría de los detalles de la fotografía. Aunque no se aprecien con nitidez, se distinguen. Falta, empero, la totalidad de las manchas de matiz, perfectamente patentes en la transparencia original. Tales manchas poseen una frecuencia espacial superior a la de la mayoría de los detalles de la fotografía; por ello, con un iris pequeño, las elimina el dispositivo.

Conforme se abre el iris, llegan más cantidad de detalles de frecuencia espacial alta, hasta que, por último, se evidencia la distribución de manchas. Con el iris ajustado a 12 milímetros, la imagen es prácticamente la misma de la fotografía. Podría considerarse que la imagen de mejor calidad sea una intermedia. En ella, se pierde parte de la nitidez de los detalles de la fotografía; y lo mismo ocurre con el perturbador conjunto de manchas. El filtrado espacial le sirve, pues, a Eisenkraft para reducir o suprimir el ruido (las manchas) de la información (el retrato del hombre de la foto).

Merced al filtrado espacial es posible almacenar más de una fotografía en una misma transparencia. Para ello nuestro hombre recomienda el procedimiento siguiente. Sobre una fotografía de tinta continua (en contraposición a las reproducidas mediante manchas de matiz) se coloca un retículo en blanco y negro formado por rectas paralelas muy finas. Se toma una foto de esta especie de canapé. Luego se sustituye la foto a reproducir por otra, pero girando el retículo 90 grados; vuelve a exponerse la película de la cámara.

Tendremos así, una vez revelada la película, una transparencia con dos fotografías. Entonces, para restituir cualquiera de ellas, hay que instalar la transparencia en el dispositivo y someterla a filtrado espacial. Sin filtro en el plano de difracción, ambas fotografías forman una imagen real en la pantalla, en la cual se distingue perfectamente la doble exposición. La figura de difracción que arroja la transparencia compuesta consiste en puntos luminosos horizontales y verticales. Estos últimos proceden de la foto tomada con el retículo horizontal, mientras que los horizontales proceden de la otra, tomada con el retículo en posición vertical en el campo de la cámara. Si el filtro situado en el plano de difracción deja pasar la mancha central, las dos fotografías forman imagen real en la pantalla. Pero si el filtro deja pasar únicamente una mancha vertical descentrada, en la pantalla aparecerá sólo la foto originaria correspondiente. Cuando se permite el paso de mayor número de manchas verticales, la imagen adquiere mayor limpieza y definición. En cambio, cuando sólo se dejen pasar manchas descentradas horizontales, aparecerá únicamente la otra fotografía.

El conjunto de fotografías de la figura 7 muestra de qué modo es posible hacer filtrados espaciales en gamas de frecuencia elegidas. La primera fotografía es la transparencia que se filtra y en el resto se observan los resultados del filtrado.

La segunda fotografía fue tomada con un filtro de banda estrecha, o sea, con un filtro que dejaba llegar a la pantalla sólo los detalles dotados de frecuencias espaciales comprendidas en una gama estrecha intermedia. En la ilustración se presenta un dibujo del filtro junto al filtrado resultante. El filtro está provisto de un redondelito opaco en su centro, que bloquea la gama inferior de las frecuencias espaciales. Un estrecho anillo transparente permite el paso de frecuencias espaciales algo más altas, pero las que son aún más altas que éstas quedan obstaculizadas por la zona opaca que circunda a dicho anillo.

En la tercera fotografía el filtro deja pasar una gama de frecuencias más amplia. Provisto de un anillo transparente más ancho, su redondel opaco central sigue bloqueando las frecuencias inferiores y su zona opaca exterior las superiores. En la imagen que se forma finalmente en la pantalla se patentizan más

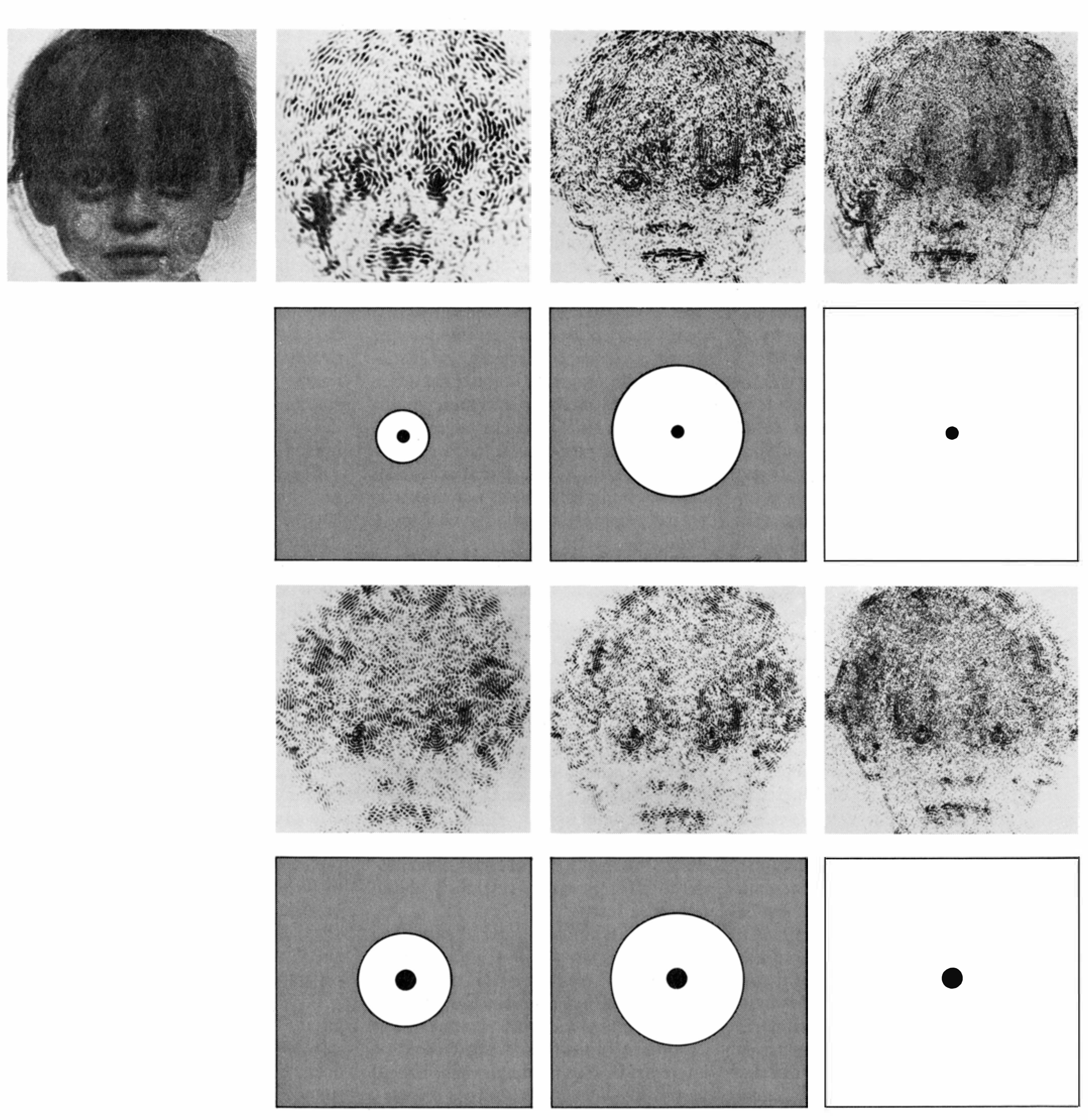
detalles, pues deja pasar una banda de frecuencias más ancha.

En la cuarta fotografía están bloqueadas sólo las frecuencias bajas y, en la imagen filtrada final, se observan un buen número de detalles finos.

Las tres últimas fotografías son análogas a las anteriores, salvo en que el redondelito opaco central del filtro es mayor. Por ello, las frecuencias bajas contribuyen menos a la imagen final. Es interesante contrastar los dos juegos de tres fotos. Por ejemplo, la pérdida de información es manifiesta a medida que se eliminan las frecuencias bajas. De ese modo desaparecen algunos rasgos de la cara, aunque aquellos otros cuya imagen depende primordialmente de la información de alta frecuencia permanecen claramente visibles.

El sistema óptico que monta Eisenkraft puede considerarse como si fuera un ordenador óptico. En cierto sentido, la luz difractada en un objeto (la transparencia) es procesada por la lente L_3 de modo que en el plano de difracción se obtenga una figura de difracción. Luego, todo lo que atraviesa dicho plano lo reprocesa L_4 creando una imagen real en la pantalla.

Puede suponerse que la generación de figura de difracción a partir de los detalles del objeto original tiene lugar mediante el proceso matemático llamado transformación de Fourier. La figura de difracción constituye una representación de las frecuencias espaciales de los detalles del objeto. Si éste posee un gran número de peculiaridades muy cercanas las unas a las otras, la figura de difracción constará de manchas notablemente luminosas bien repartidas



7. Los filtros espaciales de las filas tercera y cuarta producen las imágenes situadas encima de ellos. Arriba a la izquierda está la fotografía original

alrededor del eje óptico. Si los detalles del objeto están más separados entre sí, la figura caerá más cerca del eje óptico. En la forma de la figura y en su repartición espacial respecto al eje óptico está codificada la información referente al objeto; para restituirla (en todo o en parte) y constituir una imagen real, debe efectuarse otra transformación de Fourier. Esta la lleva a cabo la última lente del sistema, la cual recibe la luz que atraviesa el plano de difracción y crea una imagen real.

Es posible fotografiar tanto las figuras de difracción como las imágenes reales producidas por éstas. Para ello, en el plano de difracción, o bien en el plano imagen, se monta una cámara reflex de objetivo simple de 35 milímetros. El objetivo debe retirarse de la cámara y ésta se instalará de modo tal que sea la película, y no el frente de la cámara, lo que coincida con el plano objeto. Para esta operación Eisenkraft recomienda película Kodak Panatomic-X, cuyo granulado fino retiene bien los detalles. Para reducir a un mínimo las sacudidas hay que disparar la cámara con cable. El medidor interno indica la exposición aproximada necesaria, pero deben tomarse varias fotos para números *f* altos y bajos.

Para confeccionar las transparencias, Eisenkraft procede del mismo modo, aunque naturalmente con el objetivo instalado en la cámara. De las diversas exposiciones que obtiene de un dibujo, se queda con la que tiene las rayas negras más densas, las zonas en blanco más transparentes y los bordes de las rayas "menos corridos". Las transparencias de retículo las obtiene haciendo exposiciones dobles de un dibujo de rayas paralelas. En la primera exposición salen las rayas en una dirección; en la segunda, las rota 90 grados. Las transparencias de retículo más tupido las consigue alejando la cámara del dibujo.

Con un montaje similar al de Eisenkraft cualquiera puede investigar muchas características interesantes del filtrado espacial. En las publicaciones de Eisenkraft, que se reseñan en la bibliografía de este mes, pueden encontrarse una buena cantidad de ideas. Especialmente interesante pudiera ser estudiar cómo almacenar varias agrupaciones de información visual en una misma transparencia. Hay agrupaciones que podrían estar limitadas en distintas gamas de frecuencias espaciales, con lo que las imágenes se recuperarían entonces mediante filtros de las bandas pasantes adecuadas.

Libros

Desarrollo del pensamiento biológico, métodos de análisis multivariante y teoría de la lógica

Ramón Margalef, F. Carmona y R. Fernández

THE GROWTH OF BIOLOGICAL THOUGHT. Diversity, Evolution and Inheritance, por Ernst Mayr. The Belknap Press of Harvard University Press; Cambridge, Mass., and London, England; 974 págs. El profesor E. Mayr ha contribuido de manera muy importante con una vida de trabajo a la adopción de conceptos vigentes en sistemática y evolución. Son conocidos sus vigorosos puntos de vista personales en relación con la biogeografía y la especiación. Retirado ya de su cátedra de la Universidad de Harvard, dedica este volumen a exponer sus recuerdos y sus opiniones sobre diversas áreas de la biología, principalmente de la zoología. Pretende distinguir claramente entre biología funcional, que plantea problemas inmediatos, en la que se incluirían la biología molecular, la fisiología y la genética fundamental, y la parte de la biología que se apoya más en la historia y que se dirige a responder cuestiones últimas o menos inmediatas, como la biogeografía y la evolución. Por supuesto que este libro, tal como indica el subtítulo, examina el desarrollo del pensamiento biológico, principalmente en lo que concierne a los momentos históricos donde se forma lo que alguien podría considerar una finalidad. Como historia de las ideas y de la biología amplía una serie de puntos de vista ya mencionados o debatidos en la contribución principal de Mayr al libro "The Evolutionary Synthesis", comentado en el número de febrero de 1982 de INVESTIGACIÓN Y CIENCIA.

Tras una introducción sobre cómo escribir historia de la biología, que no creo recibiera el beneplácito de muchos historiadores, el libro comprende una primera parte, de 120 páginas, sobre la diversidad de la vida, que trata de la taxonomía en sus distintos niveles. La segunda parte, de 330 páginas, se ocupa de la evolución: empieza abordando la cuestión de los orígenes y su desarrollo hasta mediados del siglo pasado; prosigue luego con un estudio extenso sobre la aportación de Darwin: la descendencia común y la teoría de la selección; y acaba con las distintas etapas de la "síntesis" hasta hoy.

Una tercera parte, de 200 páginas, se ocupa de la variación y de la herencia, incluyendo las teorías antiguas sobre la transmisión hereditaria, las células germinales como vehículo de la herencia, la naturaleza de la herencia, la genética de Mendel, las teorías del gen y las bases químicas de la herencia. El epílogo se orienta hacia una ciencia de la ciencia, insistiendo en temas repetidamente debatidos ya, pero con algunos comentarios juiciosos sobre aspectos más olvidados.

Este libro es mucho más importante como vehículo del pensamiento y de las opiniones –frecuentemente expuestas con notable vehemencia– de un veterano naturalista, con una experiencia extraordinaria, que como una presentación académica de lo que promete el título. Creo que es mejor así. La historia del crecimiento del pensamiento biológico se cualifica en función del éxito a posteriori o tal como el autor lo ve ahora; pero cualquier otra evaluación más ortodoxa, desde el punto de vista del historiador, nos dejaría con mucha incertidumbre y muchas hipótesis alternativas. La bestia negra del autor es Platón y el "esencialismo", que reconoce en muchas cosas que no le gustan de la biología, por ejemplo, en la taxonomía numérica y en el cladismo. En estas secciones la tranquilidad del historiador cede el lugar a la pasión del polemista. Es posible que abuse de la calificación de "esencialismo". Defiende la sociología y no cree que el hombre empiece como *tabula rasa*; pero "las generalizaciones de la literatura racista están basadas, casi invariablemente, en un pensamiento esencialista (tipológico)". Mantiene distinciones tajantes entre conceptos y aun palabras (por ejemplo, teísmo y deísmo) que a muchos lectores se les antojarán menos importantes.

Insiste mucho en la unicidad del individuo, aunque no en términos tan claros como ha hecho el físico Elsasser. Para mi gusto acentúa demasiado el contraste cualitativo entre física y biología, aunque puede ser acertada su caracterización de los cultivadores de ambas ciencias, a la vez que no toma muy en cuenta los aspectos de proceso y el resultado actual de una historia.

Las distintas ramas de la biología reciben atención no uniforme. Su evaluación de la importancia relativa que les da queda explicitada con su opinión de que el reconocimiento de la organización y de la función de ADN en 1953 ha carecido de importancia para mucha biología organística, opinión con la que los lectores pueden disentir más o menos. Como es de esperar de la óptica de un zoólogo especializado en aves, ve como temas preferentes de la ecología las relaciones entre depredador y presa y la renovación de las comunidades, pero en menor grado los problemas de heterótrofos bacterianos, materia orgánica y energía externa; pero no se le puede criticar por esto si se tiene en cuenta cómo discurren un gran número de textos de ecología. Su fuerte son los problemas de especiación y biogeografía. Repite muchas cosas bien conocidas, pero la lectura paga, porque siempre se encuentran datos preciosos, fruto de su gran experiencia, y el libro puede ser leído con mucho provecho por los estudiantes, que recibirán una buena información, aunque la visión global de los hechos, en algunos aspectos, les pueda parecer a otros algo deformada. Habla de la historia de herbarios y bestiarios; discute la "esencia" de los géneros y, naturalmente, defiende el origen alopátrico de las especies, siguiendo a Hartert, que conduce al vicarismo. Sin embargo, para él la exageración del vicarismo (en Croizat, por ejemplo) sería una tendencia excéntrica, porque concede más importancia a la continuidad de distribuciones antiguas que a la dinámica biogeográfica

basada principalmente en corrimientos de las áreas y dispersión sobre grandes distancias. No busca alguna regularidad entre los motivos de áreas que se generan y la dinámica de los climas o de las condiciones de vida en general. Acepta cierto progreso evolutivo ("more soul"), pero no se modifica el planteo, hasta ahora insatisfactorio, del problema de caracterizar cierta flecha del tiempo o del sentido de la evolución, o de negar simplemente el problema.

La parte propiamente histórica es posiblemente la más débil, pero no sobra leer otra biografía de Darwin, entre las docenas que han jalonado su centenario. Valora a Lamarck relativamente más que otros autores y, de una manera creo que correcta, separa muy bien en Darwin la teoría de la descendencia común, que explica las semejanzas, de la teoría de la selección. Piensa que Darwin no debió tanto a las ideas de su época victoriana como se dice. De todas formas, en estos postmortems de la historia de las ideas se construyen entre bastante ligereza conexiones entre ideas y personajes que pueden resultar puramente imaginarias, si no imposibles. Aunque los nombres de personas ayuden o sirvan de hitos para el camino, pocas veces es posible considerar a unos como verdaderos precursores de otros. Tampoco ayuda mucho a los olvidados en vida el que se les reconozca póstumamente. Pero éstos son los gajes de hacer historia de la ciencia sin más bagaje que un aficionado.

Resultan interesantes las páginas dedicadas a la historia antigua de la genética. No cree que Mendel retocara sus números. Sus puntos de vista en evolución (macroevolución) van detrás de Simpson y, en este libro, habla con más detalle que hizo en otros de las diferencias entre clados y grados, así como de los puntos de vista suscitados recientemente sobre equilibrio puntuado y problemas de la extinción.

Aquí y allá, especialmente hacia el final, plantea temas o emite opiniones que se leen y meditan con provecho. Popper y Kuhn reclaman los comentarios habituales de todo el que se ocupa de historia de la ciencia, pero no le entusiasman, como les ocurre a casi todos los naturalistas. Son muy pertinentes sus consideraciones sobre la estrategia de la investigación, en el sentido de recomendar hacer las cosas que son posibles y, una vez algo ya ha quedado claro, no insistir más en ello y llevar el esfuerzo a otro lado. Pero esto tiene el defecto, o la ventaja, de un juicio a posteriori. ¡Si uno supiera! Son oportunos sus comentarios sobre el vicio de citar autores sólo por citarlos, aunque cualquier crítica en este sentido queda por debajo de la del prólogo del Quijote. Aconseja no publicar ideas nuevas en libros, sino en artículos de revistas, un pensamiento que no me gusta nada, aunque el autor parece que ha pretendido seguir en su libro; afortunadamente, sin conseguirlo por completo.

Para concluir, en mi opinión este libro merecería una traducción castellana. Ciertos defectos, que se podrían achacar a su presentación histórica o pseudohistórica, no disminuyen el mérito de una obra excelente que ofrece puntos de vista actualmente válidos en amplias ramas de la biología, ramas que habían quedado un poco en la sombra ante el éxito y la inflación de los temas de genética y biología molecular. (R. M.)

MÉTODOS DE ANÁLISIS MULTIVARIANTE, por C. M. Cuadras Avellana. Editorial EUNIBAR. Colección Laboratorio de Cálculo n.º 23; Barcelona, 1981. El análisis multivariante es un conjunto de métodos estadísticos y matemáticos para analizar, describir e interpretar las observaciones multidimensionales, es decir, el material estadístico que proviene de la observación de más de una variable aleatoria. La utilización de los ordenadores con gran capacidad de memoria y alta velocidad de cálculo ha permitido el desarrollo de estos métodos y el tratamiento de gran número de variables y de observaciones sobre éstas. El paso de las calculadoras de bolsillo a los microordenadores ha sido definitivo en algunos países, y lo será en España e Hispanoamérica, para la difusión y utilización de las técnicas de análisis multivariante. Las numerosas aplicaciones en todas las ciencias experimentales (biología, medicina, psicología, geología y pedagogía) y en el campo profesional (economía, sociopolítica, marketing y agricultura) hacen de estos métodos estadísticos una herramienta imprescindible.

Este libro expone algunos de los métodos de análisis multivariante. A mi juicio, prácticamente los más importantes y de mayor aplicación en la actualidad. No obstante, otros métodos o variantes de un mismo método son comentados brevemente. Además, hay que destacar las múltiples citas y la extensa bibliografía, 345 libros y artículos sobre el tema, que permiten una profundización en casi todos los métodos conocidos y sus aplicaciones. No se trata de un manual técnico. Por su clara concepción didáctica, sirve de texto para un curso universitario, y, por lo antedicho, de punto de arranque para investigadores.

La obra consigue, en general, un difícil equilibrio entre el rigor teórico-matemático necesario y una visión de su aplicabilidad concreta a través de numerosos y detallados ejemplos. Su lectura supone unos conocimientos básicos de cálculo, álgebra lineal y estadística, aunque para profundizar en los diversos temas ya sea precisa una mayor base estadístico-matemática.

El libro consta de cinco partes. En la primera y con el título de "Generalidades" (capítulos 1 a 3) se introducen brevemente los conceptos estadísticos imprescindibles: variable aleatoria, función de densidad, regresión, correlación, entre otras; se avanzan algunos aspectos del cálculo matricial. Se estudian las distribuciones multivariantes, en especial la distribución normal multivariante y las relaciones con ella. Y, finalmente, se repasa la inferencia estadística. Creo que hubiera sido más clarificador dividir esta primera parte de la siguiente forma: un primer capítulo que recogiera los necesarios fundamentos algebraicos y matriciales, incluyendo algunos resultados del capítulo 11. El segundo dedicado a recordar la estadística univariante, con especial atención al análisis de la varianza. Y el último para los conceptos generales y distribuciones multivariantes.

La segunda parte trata, tal vez con demasiada extensión y complejidad, el análisis factorial (capítulos 4 a 10), tema inicialmente desarrollado por psicólogos. Es éste un método de análisis multivariante que intenta explicar, según un modelo lineal, un amplio conjunto de variables observables mediante un número reducido de variables hipotéticas llamadas factores. Estos últimos no son directamente observables, obedeciendo a conceptos de naturaleza más abstracta que las variables originales. Como indica el propio autor, para una introducción básica es suficiente con el estudio del capítulo 4, el método del factor principal (cap. 6) y la rotación varimax (cap. 8).

El análisis y representación de datos constituye la tercera parte (capítulos 11 a 17). Aquí se explican diferentes métodos de representar y describir datos en dimensión reducida. El capítulo 11 se dedica a las distancias estadísticas y reducción de la dimensión, dando los fundamentos que relacionan los diversos métodos de esta sección. Un logro del autor es poner de manifiesto dicha

relación y no relatar cada capítulo aislado del resto. El análisis de componentes principales (capítulo 12) aborda el hallazgo de variables, combinación lineal de las variables observadas, con la propiedad de tener varianza máxima. Es de apreciar el estudio sobre la representación de datos mediante esta técnica que hace el autor. Este análisis es adecuado para variables cuantitativas. Cuando las variables son cualitativas, resultan más apropiados otros tipos de análisis como el análisis de coordenadas principales (cap. 13). El análisis factorial de correspondencias (cap. 14), fundamental para los investigadores franceses, es apropiado para representar tablas de frecuencias. El análisis canónico de poblaciones (cap. 15) es un método de representación de grupos, a lo largo de ejes con máximo poder de discriminación, en relación con la distancia de Mahalanobis. Los dos últimos capítulos de este apartado se ocupan del análisis de proximidades o "multidimensional scaling" (cap. 16 y 17), que da la representación euclídea de *n* puntos con interdistancias no necesariamente euclídeas.

La cuarta parte, sobre clasificación, contiene un extenso capítulo dedicado al análisis "cluster" (cap. 18), donde se explican la clasificación jerárquica y la taxonomía numérica. El capítulo siguiente introduce la clasificación como problema de identificación de un individuo que debe asignarse a una clase. Esto puede servir para abordar la metodología general del reconocimiento de modelos ("Pattern Recognition"). Es una de las partes más agradables de leer y, además, sus aplicaciones son innumerables: clasificación de especies, estímulos, vocablos, productos químicos, empresas, diagnosis clínica, etcétera.

La última parte, titulada "Otros Métodos", contiene dos capítulos de análisis multivariante de la varianza (capítulos 20 y 21), con detallada atención a la teoría de funciones paramétricas estimables, su representación y aplicaciones. Dados dos grupos de variables aleatorias, el objetivo principal de la correlación canónica (capítulo 22) es encontrar dos variables combinación lineal, cada una de un grupo, de tal manera que la correlación entre ambas sea máxima. Creo que este capítulo debería haberse incluido en la tercera parte, dejando esta última, de un modo exclusivo, al análisis multivariante de la varianza.

Finalmente, el libro incluye una relación de programas sobre el tema en lenguajes de alto nivel, generalmente FORTRAN IV.

Con este extenso contenido, la obra constituye una primicia en lengua castellana. Refleja claramente la intensa actividad docente e investigadora del autor. Servirá a estudiantes de segundo ciclo, postgraduados y profesionales de las diversas ramas científicas, con suficiente base matemática, para trabajos de aplicación e investigación. También debe tener interés para estadísticos y matemáticos que deseen poseer una visión aplicada del análisis multivariante con cierto nivel teórico. (F. C.)

Lógica para Matemáticos, por A. G. Hamilton, E. Paraninfo; Madrid, 1981. Traducción de Mario Rodríguez Artalejo, Colección "Lógica y Teoría de la Ciencia"; 243 páginas. El autor, profesor de la Universidad de Stirling, trata con esta obra de presentar a los "otros matemáticos" los principales resultados obtenidos por los lógicos. Para ello, en los cuatro primeros capítulos, desarrolla, primero de manera informal, y luego formalmente, dos sistemas lógicos, un sistema L de enunciados y otro sistema $K_{\mathcal{L}}$ de lógica cuantificacional –donde $\mathcal{L}$ hace referencia al lenguaje utilizado, que es un lenguaje de primer orden (es decir, un lenguaje en el que no se puede cuantificar sobre símbolos denotativos de propiedades o relaciones, sino sólo sobre variables de individuo)–, sistema del que se demuestra que es consistente, así como que el conjunto de sus teoremas coincide con el de las fórmulas bien formadas, (fbfs), de $\mathcal{L}$, que son verdaderas en toda interpretación de $\mathcal{L}$ –fbfs de $\mathcal{L}$ que son lógicamente válidas (teorema de adecuación para $K_{\mathcal{L}}$).

Señalemos de pasada que un cuidadoso cumplimiento de las reglas de construcción de las fbfs, encomiable por sí mismo, hace a veces engorrosa la escritura de las mismas, como también lo es, aunque esto parece inevitable, la presentación de la discusión acerca de las nociones de satisfacción y verdad (sección 3.4). Lo relativo a la teoría de modelos se limita a una rápida incursión que lleva a presentar los teoremas de Löwenheim-Skolem y de compacidad. Entendiendo por modelo de un sistema S una interpretación en la que sea verdadero todo teorema de S, el teorema de Löwenheim-Skolem establece que el dominio de ese modelo es un conjunto numerable, y el de compacidad, que si todo subconjunto finito del conjunto de axiomas de S tiene un modelo, entonces S tendrá un modelo. Sólo encontraremos una breve consideración posterior de temas de la teoría de modelos en la parte dedicada a la teoría de conjuntos.

El motivo central de la obra lo constituye la exposición de la forma en que los sistemas matemáticos surgen como extensiones de $K_{\mathcal{L}}$ (esto es, como sistemas tales que los axiomas de $K_{\mathcal{L}}$ constituyen un subconjunto propio del conjunto de los axiomas del nuevo sistema), extensiones que incluirán, en cualquier caso, axiomas para la constante predicativa de igualdad (*equality*, término que el autor utiliza en lugar del habitual de identidad, *identity*). La primera teoría matemática que se examina es la teoría de grupos. Para ello, el autor presenta un sistema formal de la teoría de grupos del que todo grupo es un modelo normal, precisando y explicitando así "todas las hipótesis y procedimientos que los matemáticos usan en el contexto de la teoría de grupos", objetivo éste que es el que lleva, en definitiva, a la construcción de este tipo de sistemas. Después de señalar que lo mismo puede hacerse con otras teorías algebraicas abstractas, como anillos, cuerpos, espacios vectoriales, retículos, álgebras de Boole, etcétera, y con otras teorías axiomatizables, como la geometría euclídea y la teoría de los números reales, el autor pasa a ocuparse con algún detalle de la aritmética y de la teoría de conjuntos.

En lo que se refiere a esta última teoría, sobre la que se asientan hoy los fundamentos de la matemática, se somete a examen el sistema de Zermelo-Fraenkel (ZF), obtenido como sistema formal mediante una extensión de $K_{\mathcal{L}\mathcal{N}}$ con igualdad y los axiomas conjuntistas específicos de ZF. Se recogen informalmente los resultados de Gödel (1938) y Cohen (1963) respecto al axioma de elección ("Para todo conjunto no vacío *x*, existe un conjunto *y* que tiene justamente un elemento en común con cada miembro de *x*". Una formulación equivalente es la del lema de Zorn: "Si toda cadena de un conjunto parcialmente ordenado tiene alguna cota superior, entonces el conjunto tiene algún elemento maximal"; otra formulación equivalente es la del principio de buena ordenación ("Todo conjunto admite un buen orden") y la hipótesis del continuo ("Todo conjunto infinito de números reales es numerable o tiene el mismo cardinal que el conjunto de todos los números reales"), así como su independencia mutua. Después de presentar la idea de consistencia relativa y la situación de ZF respecto de la consis-

tencia, se hace mención y clarificación de la aparente contradicción recogida en la paradoja de Skolem ("ZF tiene un modelo numerable. Pero existen conjuntos no-numerables. Luego cabe esperar que los modelos de ZF sean no-numerables"), resultado de la aplicación a modelos de ZF del teorema de Löwenheim-Skolem.

Tengo la impresión de que, para el matemático interesado en la teoría de conjuntos, la presentación de Hamilton se ofrece quizá de forma bastante rudimentaria y, aunque suficiente para una primera aproximación al tema, no se acerca a lo que éste podría encontrar en otras obras. Por ejemplo, dista de la extensión y penetración de las discusiones recogidas en la obra de mismo título de J. B. Rosser, vieja ya en su primera edición (1953), centrada sobre el estudio del sistema NF de Quine y el análisis matemático, y enriquecida en su segunda edición (1978) con una consideración de los resultados de Specker (1953), Orey (1964) y los métodos del análisis no-clásico.

Para el caso de la aritmética presenta Hamilton un sistema formal $\mathcal{N}$ de primer orden que se constituye como una extensión de $K_{\mathcal{L}N}$ que incluye los axiomas de igualdad y los axiomas aritméticos específicos. En este caso, $\mathcal{N}$ ha de tener un único modelo normal, el conjunto de los números naturales. Pero esta situación deseable no puede alcanzarse, ya que el quinto postulado de Peano no corresponde exactamente al esquema de axioma que le correspondería en $\mathcal{N}$, que se trata sólo de una versión débil, obligada por la limitación al uso de un lenguaje de primer orden, del principio de inducción matemática. Asimismo, sería deseable que todas las fbfs que son verdaderas en N fuesen teoremas de $\mathcal{N}$. Si $\mathcal{N}$ no fuese completo (sería completo si, para cualquier fórmula A de $\mathcal{N}$ en la que no haya variables libres, o bien A o bien "no A sería un teorema de $\mathcal{N}$) esto no podría suceder. Además, si $\mathcal{N}$ no fuese completo, existiría necesariamente un modelo normal de $\mathcal{N}$ distinto del previsto, con lo que resulta patente que las dos situaciones que desearíamos que se diesen en $\mathcal{N}$ están estrechamente ligadas. En el capítulo 6 se presenta el resultado gödeliano de la incompletud de $\mathcal{N}$. En dicho capítulo, y esto hay que advertirlo con claridad, no se encuentra la demostración en todos sus detalles, hecho éste que se repite en diversas ocasiones a lo largo de la obra, remitiendo el autor, en casi todos los casos en los que esto sucede, a la obra de E. Mendelson, *Introduction to Mathematical Logic*, Van Nostrand, 1964. En la exposición de Hamilton, cuyos hitos principales recorremos a continuación, se resaltan de manera adecuada las ideas centrales de recursividad (funciones y relaciones recursivas), codificación mediante numeración de Gödel y expresabilidad, importantes más allá de esta demostración.

Se parte del modelo N, cuyo dominio, D_N, es el conjunto de los números naturales: cada elemento de este conjunto es la interpretación de un término del sistema formal $\mathcal{N}$. Mediante la noción de expresabilidad (representabilidad) se explicita la idea de hacer posible que exista una correspondencia entre relaciones (funciones) sobre D_N y fbfs de $\mathcal{N}$. El conjunto de las funciones representables en $\mathcal{N}$ es numerable. Pero hay una cantidad no-numerable de funciones sobre D_N. Luego hay funciones sobre D_N que no son representables en $\mathcal{N}$ (proposición 6.10). No todas las relaciones sobre D_N son expresables en $\mathcal{N}$ (corolario. 6.11). Sólo en el caso de que una función (sobre D_N sea recursiva, será representable (expresable) en $\mathcal{N}$, proposición ésta que, a pesar de su carácter central, el autor deja también establecida sin demostración. Con el fin de transformar aserciones acerca de $\mathcal{N}$ en aserciones acerca de números –es decir, en relaciones sobre D_N– esto es, para expresar éstas dentro del sistema formal, Gödel utilizó un sistema de codificación que a cada símbolo, término, fórmula bien formada y sucesión finita de fbfs de $\mathcal{N}$ le asigna un número de código. El autor señala que el intento de usar el sistema $\mathcal{N}$ como metasistema para sí mismo entrañaría algún peligro de contradicción si no fuera porque lo establecido en la prop. 6.12 hace que esa utilización sea necesariamente parcial, pudiendo así evitarse contradicciones. Hamilton, a continuación, se limita a enumerar una serie de relaciones que se constituyen de esta forma, y que son recursivas y expresables en $\mathcal{N}$. A partir de una de ellas puede construirse una fbf $\mathcal{J}$ cuya interpretación equivale a una proposición que, en cierto sentido, afirma su indemostrabilidad. Bajo el supuesto de la consistencia de $\mathcal{N}$, la demostración culmina (prop. 6.32) estableciendo que ni $\mathcal{J}$ ni su negación son teoremas de $\mathcal{N}$. Luego $\mathcal{N}$ no es completo. W. A. Howard sugiere que, en esta demostración, cabría una estructuración distinta que la haga más inmediata, aunque para ello habría que utilizar un lenguaje más rico.

Tras el examen de algunas de las consecuencias del teorema de incompletud, pasa Hamilton a presentar, con mayor generalidad (cap. 7), algunas de las ideas relevantes que han sido utilizadas en la demostración anterior, junto con otras nuevas: la noción de algoritmo y su identificación –como función computable parcial– con la noción de función recursiva parcial (tesis de Church), y un examen pormenorizado de la caracterización computacional más importante de la noción de algoritmo, la noción de máquina de Turing, interesante aunque no sea más que porque no es habitual encontrarlo en nuestros textos castellanos de lógica, así como un ejemplo de su aplicación al tratamiento de problemas en un campo lógico-algebraico, el de los problemas de palabras –y concretamente los problemas de palabras para semigrupos. Hamilton cierra su libro recogiendo algunos resultados básicos acerca de la decidibilidad (o indecidibilidad) recursiva de algunos sistemas formales, obviando también en algunos casos las demostraciones completas. La obra se cierra con un apéndice, quizá demasiado conciso, acerca de los conjuntos numerables y no-numerables, que recoge algún material auxiliar.

La exposición es clara, y la traducción exacta y libre de vacilaciones, lo que ha llevado al traductor incluso a respetar el uso inhabitual que el autor hace de la expresión "función parcial recursiva", en vez de "función recursiva parcial". Los ejercicios son numerosos y adecuados, y ofrecen ayudas cuando es preciso, así como las soluciones en lugar separado. En resumen, aunque en muchos puntos cruciales sea absolutamente necesaria la previa elaboración del profesor, sobre todo de los evidentes vacíos, el libro parece recomendable como texto, aunque para decir esto con seguridad habría que hacer previamente la experiencia. En todo caso, y por su nivel, resulta muy adecuado no sólo para alumnos que se inician en la matemática en las correspondientes secciones universitarias (en algunas de las cuales parece que, afortunadamente, la presencia de la lógica va tomando poco a poco carta de naturaleza), sino también para alumnos de las disciplinas de lógica en filosofía. Aunque la aplicación al estudio de teorías matemáticas es sólo incipiente, es suficiente, si no para el matemático, sí para el lector que desee examinar el engarce entre la teoría lógica estricta y otro tipo de construcciones matemáticas. (R. F. G.)

Bibliografía

Los lectores interesados en una mayor profundización de los temas expuestos pueden consultar los trabajos siguientes:

MORATORIA PARA EL REARME NUCLEAR

SOVIET MILITARY POWER. U.S. Department of Defense. U.S. Government Printing Office, September, 1981.

THE PRICE OF DEFENSE. The Boston Study Group. W. H. Freeman and Company, 1982.

EXPLOTACION DE ESPECIES QUE COMPARTEN UN ECOSISTEMA

SEALS AND WHALES OF THE SOUTHERN OCEAN. R. M. Laws en *Philosophical Transactions of the Royal Society*, vol. *B*279, págs. 81-96; 1977.

MANAGEMENT OF MULTISPECIES FISHERIES. Robert M. May, John R. Beddington, Colin W. Clark, Sidney J. Holt y Richard M. Laws en *Science*, vol. 205, n.º 4403, págs. 267-277; 20 de julio de 1979.

EL CRECIMIENTO DE NORTEAMERICA

PALEOMAGNETISM AND PLATE TECTONICS. M. W. McElhinny. Cambridge University Press, 1973.

AGE AND STRUCTURAL SIGNIFICANCE OF OPHIOLITE AND ADJOINING ROCK IN THE UPPER CHULITNA DISTRICT, SOUTH-CENTRAL ALASKA. D. L. Jones, N. J. Silbering, Béla Csejtey, Jr., W. H. Nelson y Charles D. Blome. U.S. Geological Survey Professional Paper 1121-A, U.S. Government Printing Office, 1980.

CORDILLERAN SUSPECT TERRANES. Peter J. Coney, David L. Jones y James W. H. Monger en *Nature*, vol. 288, n.º 5789, págs. 329-333; 27 de noviembre de 1980.

PALEOMAGNETIC RECORD OF PLATE-MARGIN TECTONIC PROCESSES ALONG THE WESTERN EDGE OF NORTH AMERICA. Myrl E. Beck, Jr., en *Journal of Geophysical Research*, vol. 85, n.º B12, págs. 7115-7131; 10 de diciembre de 1980.

CONTINENTAL ACCRETION: FROM OCEANIC PLATEAUS TO ALLOCHTHONOUS TERRANES. Z. Ben-Avraham, A. Nur, D. Jones y A. Cox en *Science*, n.º 4503, págs. 47-54; julio, 1981.

UN INTERRUPTOR GENETICO EN UN VIRUS BACTERIANO

λ REPRESSOR AND CRO-COMPONENTS OF AN EFFICIENT MOLECULAR SWITCH. Alexander D. Johnson, Anthony R. Poteete, Gail Lauer, Robert T. Sauer, Gary K. Ackers y Mark Ptashne en *Nature*, vol. 294, número 5838, págs. 217-223; 19 de noviembre de 1981.

THE OPERATOR-BINDING DOMAIN OF λ REPRESSOR: STRUCTURE AND DNA RECOGNITION. Carl O. Pabo y Mitchell Lewis en *Nature*, vol. 298, n.º 5873, págs. 443-447; 29 de julio de 1982.

THE MOLECULAR BASIS OF DNA-PROTEIN RECOGNITION INFERRED FROM THE STRUCTURE OF CRO REPRESSOR. D. H. Ohlendorf, W. F. Anderson, R. G. Fisher, Y. Takeda y B. W. Matthews en *Nature*, vol. 298, número 5876, págs. 718-723; 19 de agosto de 1982.

GLUBOLAS

QUARKS WITH COLOR AND FLAVOR. Sheldon Lee Glashow en *Scientific American*, vol. 233, n.º 4, págs. 38-50; octubre, 1975.

EL CONFINAMIENTO DE LOS QUARKS. Yoichiro Nambu en *Investigación y Ciencia*, págs. 52-65; enero, 1977.

TEORÍAS GAUGE DE LAS FUERZAS ENTRE PARTÍCULAS ELEMENTALES. Gerard 't Hooft en *Investigación y Ciencia*, págs. 58-77; agosto, 1980.

ECOFISIOLOGIA DE LA SERPIENTE JARRETERA

EFFECTS OF CASTRATION AND ANDROGEN REPLACEMENT ON MALE COURTSHIP BEHAVIOR IN THE RED-SIDED GARTER SNAKE (*THAMNOPHIS SIRTALIS PARIETALIS*) Brian Camazine, William Garstka, Richard Tokarz y David Crews en *Hormones and Behavior*, vol. 14, n.º 4, págs. 358-372; diciembre, 1980.

FEMALE SEX PHEROMONE IN THE SKIN AND CIRCULATION OF A GARTER SNAKE. William R. Garstka y David Crews en *Science*, vol. 214, n.º 4521, páginas 681-683; 6 de noviembre de 1981.

FISICA DE LOS TIMBALES

PERCUSSION INSTRUMENTS AND THEIR HISTORY. James Blades. Frederick A. Praeger, Publishers, 1970.

ACOUSTICS OF PERCUSSION INSTRUMENTS. Thomas D. Rossing en *The Physics Teacher*, I.ª parte, vol. 14, n.º 9, págs. 546-556, diciembre, 1976; II.ª parte, vol. 15, n.º 5, páginas 278-288, mayo, 1977.

PERCUSSION INSTRUMENTS. Thomas D. Rossing en *The Science of Sound*. Addison-Wesley Publishing Co., 1982.

ACOUSTICS OF PERCUSSION. Número especial de *Percussive Notes: The Percussionist*, vol. 19, n.º 3; otoño, 1982. Percussive Arts Society, Department of Music, Universidad de Tennessee, Knoxville, Tenn. 37996.

LA PARED CELULAR DE LOS HONGOS

THE FILAMENTOUS FUNGI. III DEVELOPMENTAL MICOLOGY. Dirigido por J. E. Smith y D. R. Berry. Edward Arnold (Publishers) Ltd.; Londres, 1977.

BIOSYNTHESIS OF THE CELL WALL OF FUNGI. V. Farkas. en *Microbiological Reviews*, n.º 43, págs. 117-144; 1979.

ENCYCLOPEDIA OF PLANT PHYSIOLOGY NEW SERIES, VOL. 13B PLANT CARBOHYDRATES II. EXTRACELLULAR CARBOHYDRATES. Dirigida por W. Tanner y E. A. Loewus. Springer-Verlag; Berlín, 1981.

TEMAS METAMAGICOS

A FRAMEWORK FOR REPRESENTING KNOWLEDGE. Marvin Minsky en *The Psychology of Computer Vision*, dirigido por Patrick H. Winston, McGraw-Hill Book Company, 1975.

THE HANDBOOK OF NONSEXIST WRITING: FOR WRITERS, EDITORS AND SPEAKERS. Casey Miller y Kate Swift. Barnes & Noble, 1980.

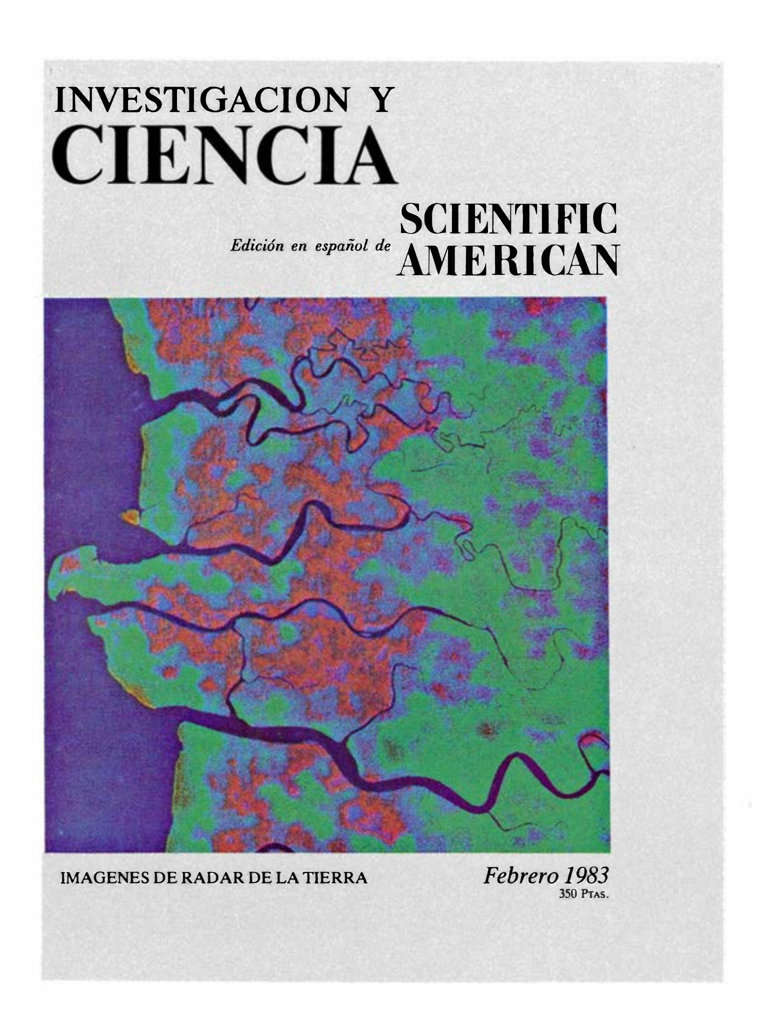
TALLER Y LABORATORIO

TWO-DIMENSIONAL TRANSFORMS. Jurgen R. Meyer-Arendt en *Introduction to Classical and Modern Optics*. Prentice-Hall, Inc., 1972.

A CLOSER LOOK AT DIFFRACTION: EXPERIMENTS IN SPATIAL FILTERING. Arthur Eisenkraft en *The Physics Teacher*, vol. 15, n.º 5, págs. 199-211; abril, 1977.

PHYSICAL OPTICS USING A HELIUM-NEON LASER. Arthur Eisenkraft. Metrologic Instruments, Inc., 1980.

Seguiremos explorando los campos del conocimiento



IMAGENES DE RADAR DE LA TIERRA DESDE EL ESPACIO, por Charles Elachi
Sistemas orbitales de radar, capaces de sintetizar imágenes de la superficie terrestre a partir de microondas reflejadas, aportan nueva información sobre el relieve.

EL DESARROLLO DE MAPAS Y BANDAS EN EL CEREBRO, por Martha Constantine-Paton y Margaret I. Law
En el cerebro humano, las neuronas forman mapas de sus relaciones con el mundo exterior, mapas que aparecen divididos en bandas. Se explora la formación de las bandas creando una rana de tres ojos.

IMPLANTACION DE IONES EN METALES, por Julio A. Alonso y José M. López
Bombardeando la superficie de un metal con iones acelerados de un segundo elemento se obtienen nuevas aleaciones exóticas de gran interés tecnológico, que no pueden prepararse por procedimientos químicos normales.

MUESTRAS DE LA VIA LACTEA, por Richard A. Mewaldt, Edward C. Stone y Mark E. Wiedenbeck
Los rayos cósmicos son núcleos procedentes de otras regiones de nuestra galaxia. Su observación, realizada mediante satélites, nos revela una composición isotópica distinta de la que caracteriza al sistema solar.

INTERACCION ENTRE EL AGUA EN MOVIMIENTO Y LOS ORGANISMOS SESILES, por M. A. R. Koehl
Multitud de organismos viven fijados al suelo ceca de la orilla. Presentan un notable conjunto de adaptaciones a las fuertes corrientes y a las olas.

A LA BUSQUEDA DE NUMEROS PRIMOS, por Carl Pomerance
Hasta hace poco, para comprobar si un número de 100 cifras era primo podía tardarse un siglo; hoy basta un minuto.

LAS LAMPARAS DE COSA, por Cleo Rickman Fitch
Se sigue siete siglos de evolución de las lámparas de aceite, fuente de luz principal en los hogares de la civilización clásica, en una aldea italiana.

ORDENADORES PERSONALES, por Hoo-min D. Toong y Amar Gupta
Facilitan el acceso a la informática de personal no especializado, lo que puede hacer realidad la tan anunciada «revolución de los ordenadores».

